This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

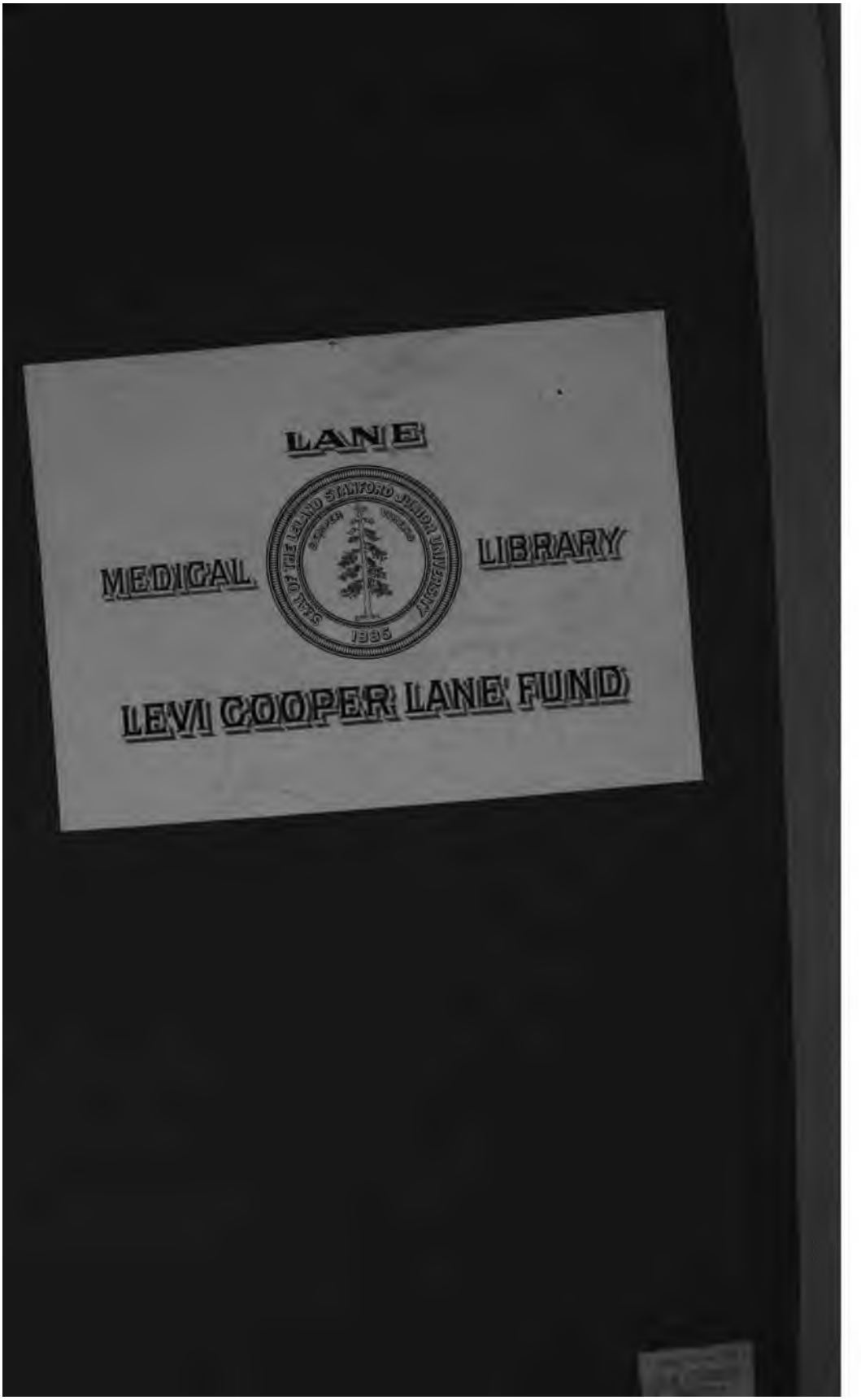
Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

Hermann, Ludimar.

Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln.

LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
F321 .H55e 1867
Weitere Untersuchungen zur Physiologie d
STOR


LANE
MEDICAL
LIBRARY
LEVI COOPER LANE FUND

Weitere Untersuchungen

zur Physiologie

der Muskeln und Nerven.

Von

Dr. Ludimar Hermann,

Privatdocent an der Universität zu Berlin.

LANE MEDICAL LIBRARY
/3651
SAN FRANCISCO

BERLIN 1867.

Verlag von August Hirschwald.

Unter den Linden 68.

LANE LIBRARY

321
155w
1867

Vorwort.

Diese Schrift schliesst sich unmittelbar an die vor Kurzem von mir publicirten „Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben“ (Berlin 1867) an. Die durch letztere veranlasste neue Anschauung von den chemischen Vorgängen im Muskel führte mich weiter zu ganz neuen Ergebnissen über das Wesen seiner physicalischen Eigenschaften, insbesondere der electromotorischen; eine Uebertragung auf den Nerven ferner war eine unmittelbare Nothwendigkeit.

Obwohl ich das Bewusstsein habe, in den neuen Aufstellungen mit gewissenhafter Vorsicht verfahren zu sein, und obwohl ich über die Richtigkeit der Grundzüge des Folgenden nicht den mindesten Zweifel hege, so lag doch bei einem so neuen Standpuncte die Verführung nahe, in Einzelheiten zu weit zu gehen, und ich bitte daher im Voraus um nachsichtige Beurtheilung, falls ich dieser Gefahr nicht ganz entgangen sein sollte.

L. Hermann.

Inhalt.

Seite

1. Abschnitt. Ueber die Ursache der electromotorischen Erscheinungen am Muskel und Nerven 1
   1. Einleitung 1
   2. Betrachtung der Vorgänge nach Anlegung eines Muskelquerschnitts 4
   3. Vorversuche über Negativität durch beschleunigte Spaltung . 6
   4. Ueber eine bisher unbekannte Art von Strömen 13
   5. Anwendung des erhaltenen Resultates auf den Muskel. . . 19
   6. Anwendung auf den Nerven 36

2. Abschnitt. Verwerthung der gewonnenen Resultate für die allgemeine Muskel- und Nervenphysiologie 44
   1. Folgerungen betreffend das Wesen der Nerventhätigkeit . . 44
   2. Folgerungen betreffend das Wesen der Muskelthätigkeit . . 57

3. Abschnitt. Beziehungen der hier aufgestellten Anschauungen zu den bis jetzt herrschenden 65
   1. Die du Bois'sche Moleculartheorie 65
   2. Die mechanischen und die chemische Theorie der Nerven- und Muskelaction 69

ERSTER ABSCHNITT.

Ueber die Ursache der electromotorischen Erscheinungen am Muskel und Nerven.

1. Einleitung.

Als einfachsten Ausdruck der mit rheoscopischen Vorrichtungen am Muskel und Nerven zu beobachtenden Erscheinungen, hat der Entdecker der Gesetze derselben, du Bois-Reymond, im Muskel und Nerven eine regelmässige Anordnung electromotorischer Molecüle angenommen, welche in der That genügt um sämmtliche Erscheinungen zu erklären. In einer solchen Anordnung electromotorischer Molecüle in einem indifferenten Leiter heben sich, wie Helmholtz theoretisch nachgewiesen hat, die gleichnamigen Electricitäten einander zugekehrter Molecülflächen in ihrer Wirkung gegenseitig auf, und es bleiben also als wirksam nur übrig die an der Oberfläche frei liegenden Molecülelemente. Wenn nun, bei neutraler Anordnung am Längsschnitt, am Querschnitt negative Elemente frei liegen, so verhält sich der Querschnitt negativ gegen den Längsschnitt; liegen neben den negativen auch positive oder liegen nur positive Elemente am Querschnitt frei, so entsteht die Stromverminderung, resp. Stromumkehr des „parelectronomischen Zustandes."

Hieraus ergiebt sich, dass der Muskelstrom wesentlich die Wirkung des letzten, am Querschnitt liegenden Molecüls ist. Hierin liegt

eine gewisse Schwierigkeit, da wo zur Erklärung von messbaren Wirkungen in der Physik wirksame Molecüle angenommen werden, man stets jedem einzelnen Molecül eine unmessbar kleine Wirkung zuzuschreiben gewohnt ist, und die messbare Gesammtwirkung als das Resultat einer Reihe von unmessbar vielen, sämmtlich in gleichem Sinne wirkenden Molecülen betrachtet. Diese Schwierigkeit könnte jedoch dadurch beseitigt werden, dass man sich die Molecüle nicht als unmessbar kleine, sondern als verhältnissmässig grosse Körper vorstellt, denen man eine so bedeutende Wirkung wie der Muskelstrom es ist, allenfalls zuschreiben kann.

Abgesehen von diesem Puncte genügt aber die Moleculartheorie zur vollständigen Erklärung sämmtlicher Erscheinungen, was ich namentlich deshalb zu urgiren im Stande bin, weil ich eine Anzahl neuer Versuche angestellt habe (vgl. unten), denen gegenüber sie ebenfalls stichhaltig bleibt. Wer also ein „neues Schema für den Muskel- und Nervenstrom" aufstellen will, was Herr Grünhagen zu seiner ersten wissenschaftlichen Aufgabe gewählt hat*), der muss erstens ein Schema aufstellen, welches ebenso richtig und erklärungsfähig ist als das du Bois'sche; aber damit würde er noch gar nichts geleistet haben zur Verdrängung des letzteren, sondern er muss auch zeigen, dass das neue Schema mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat, weil es sich mit anderweitigen sei es morphologischen sei es physiologischen Eigenschaften des Muskels vereinigen lässt. Da nun Herr Grünhagen in seiner Arbeit in allen diesen Beziehungen fehlschlägt, so will ich auf seinen Schematisirungsversuch nicht näher eingehen, sondern betrachte vor der Hand das du Bois'sche Schema als das einzige, welches die Erscheinungen zu erklären vermag.

Da wie bemerkt der Muskelstrom nur die Wirkung eines einzigen Molecüls (d. h. einer einfachen Molecüllage) am Querschnitt ist, so wäre offenbar die Annahme eines solchen genügend gewesen, wenn nicht jeder neu angelegte Querschnitt neue Molecüle gleicher Art blosslegte. Dies veranlasste du Bois-Reymond, das präformirte

*) Königsberger med. Jahrbücher Band 4. Seite 199.

Vorhandensein solcher Molecüle im ganzen Muskel, d. h. das Molecülschema anzunehmen.

Du Bois-Reymond selbst aber deutet an einer Stelle seines Werkes, allerdings ablehnend, noch eine andre Möglichkeit an*), nämlich dass die Anlegung des Querschnitts selbst Ursache sein könnte einer Stromentwicklung an demselben, also gleichsam einer Entstehung der geforderten Molecüllage. Eine weitere Erörterung dieser Möglichkeit findet sich bei du Bois nicht. Wohl aber enthalten die Arbeiten du Bois-Reymond's Material genug, um wenigstens einen hierauf bezüglichen Gedanken zurückzuweisen, nämlich dass der Strom die Wirkung sei einer am künstlichen Querschnitt sich bildenden Säure-Alkalikette (durch die Säurung am Querschnitt). Gegen diese Annahme**) spricht nämlich Folgendes: 1. das sofortige Vorhandensein des vollen Muskelstromes unmittelbar nach Anlegung des Querschnitts***); 2. die unvergleichliche Schwäche von Säure-Alkaliketten, aus saurem Fleisch und Sehnengewebe, gegenüber dem Muskelstrom†); 3. ein Versuch welcher beweist, dass überhaupt der Muskelstrom nicht Folge eines Contactes zweier ungleichartiger Substanzen sein kann: der Muskelstrom wird nämlich nicht aufgehoben, wenn man zwischen Querschnitt und Bausch ein Muskelstück in unwirksamer Anordnung einschaltet, obgleich jetzt die saure Schicht zwischen zwei alkalischen Körpern (oder in der Liebig'schen Anschauung: das alkalische Bindegewebe zwischen zwei sauren Massen) liegt††); 4. kann man noch anführen, dass die Aetzung parelectronomischer Querschnitte mit Alkalien genau denselben stromentwickelnden Effect hat, wie die mit Säuren oder reactionslosen Aetzmitteln†††). — Endlich ist die bezeichnete Stromesrichtung der Säure-Alkaliketten durchaus nicht immer, oder

*) Untersuchungen über thierische Electricität Bd. II. Abth. 2. S. 86.

**) Dieselbe ist in anderer Form (der vermeintlich saure Muskelinhalt negativ gegen die alkalischen Hüllen) bekanntlich von Liebig ausgesprochen worden.

***) Untersuchungen II. 2. S. 36.

†) De fibrae muscularis reactione etc. S. 43.

††) Untersuchungen I. S. 558.

†††) Untersuchungen II. 2. S. 56.

auch nur gewöhnlich, die, dass die Säure der negative Pol ist (s. unten).

Wenn also wirklich die Anlegung des Querschnitts die Ursache der Stromentwicklung im Muskel mit künstlichem Querschnitt sein soll, so muss dieselbe erstens den Strom momentan in voller Stärke entwickeln, und zweitens kann der Strom nicht auf dem Dasein saurer Substanz am Querschnitt beruhen.

Im Folgenden wird nun gezeigt werden, dass in der That die Anlegung des Querschnittes zu einer Stromentwicklung Anlass giebt, wodurch, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, die Annahme unnöthig wird, dass die wirksamen Molecüle im ganzen Muskel präformirt seien und durch den Querschnitt lediglich freigelegt werden.

---

2. Betrachtung der Vorgänge nach Anlegung eines Muskelquerschnitts.

In einer vor Kurzem erschienenen Schrift*) habe ich unter anderm nachzuweisen versucht, dass der bei der Muskelcontraction und der beim Erstarren verlaufende chemische Process identisch seien, nämlich eine Spaltung einer im Muskel vorhandenen complicirt zusammengesetzten Substanz, bei welcher als Spaltungsproducte auftreten: eine fixe Säure (die von du Bois-Reymond entdeckte Säurung in beiden Processen, gewöhnlich als von Milchsäure herrührend bezeichnet), Kohlensäure und Myosin (als gallertige Ausscheidung). Wir wollen diesen Spaltungsprocess hier der Kürze halber als „die Spaltung" bezeichnen. Wir nehmen also an, dass die Muskelsubstanz in der Ruhe in beständiger langsamer Spaltung begriffen ist, und dass die Muskelreize die Spaltung momentan sehr bedeutend beschleunigen; die fortgesetzte Spaltung ohne gleichzeitiges Wirken des synthetischen oxydativen Restitutionsprocesses**) führt endlich zur Starre.

*) Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben. Berlin 1867.

**) A. a. O. Seite 80ff.

Legen wir nun an einem Muskel einen Querschnitt an, so üben wir zunächst auf die Muskelsubstanz am Querschnitt einen groben mechanischen Reiz aus, durch welchen die äusserste Schicht nothwendig zerstört werden muss, d. h. sie erstarrt im Tetanus. Von dieser der Luft ausgesetzten Fläche kriecht nun die Starre langsam in sämmtliche Muskelprimitivröhren hinein, wie dies du Bois-Reymond mittels der Säuerung nachgewiesen hat.

Durch das Anlegen eines Querschnitts beschleunigen wir also den im unverletzten Muskel äusserst langsam verlaufenden Spaltungsprocess local in hohem Grade, und der Muskel mit künstlichem Querschnitt besitzt in der Nähe des Querschnitts eine Anzahl Schichten, welche sämmtlich in rascherer Spaltung begriffen sind als der Rest des Muskels und zwar ist die Spaltung in diesen Schichten um so energischer je näher sie dem Querschnitt selbst liegen; jeder Grad der Spaltungsgeschwindigkeit rückt im Laufe der Zeit gleichsam schichtweise nach innen vor. Es ist ferner klar, dass der zeitliche Verlauf der beschleunigten Spaltung in einer einzelnen Schicht nicht gleichmässig sein wird. Aus manchen Gründen ist vielmehr zu vermuthen, dass die Geschwindigkeit kurz vor der Vollendung des Spaltungsprocesses, d. h. vor dem gänzlichen Erstarren, wieder abnimmt. In einem gegebenen Moment längere Zeit nach Anlegung des Schnittes liegt daher die Schicht, welche die grösste Spaltungsgeschwindigkeit besitzt, nicht unmittelbar am Querschnitt, sondern tiefer in den Muskel hinein. Nach innen folgt auf sie eine Anzahl Schichten mit um so geringerer Spaltungsgeschwindigkeit, je näher dem unveränderten Muskelinneren; — nach aussen dagegen folgt zunächst eine Schicht, die das Maximum der Geschwindigkeit bereits überschritten hat und deren völlige Erstarrung unmittelbar bevorsteht, und dann die schon erstarrten Schichten bis zum Querschnitt. Die beiden Figuren stellen schematisch die Spaltungsgeschwindigkeiten einzelner Schichten dar: Fig. 1. unmittelbar, Fig. 2. längere Zeit nach Anlegung des Querschnitts *ab*. Die Geschwindigkeiten der Spaltung sind durch verschieden dunkele verticale Schraffirung dargestellt, das Muskelinnere, welches seine normale Spaltungsgeschwindigkeit beibehält, ist weiss geblieben, die

schon gänzlich erstarrten Schichten sind schwarz dargestellt und die horizontal schraffirte Schicht ist diejenige, welche das Maximum über-

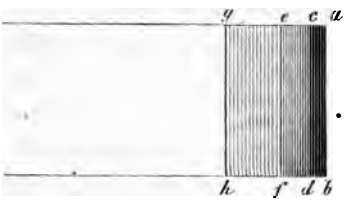


Fig. 1.

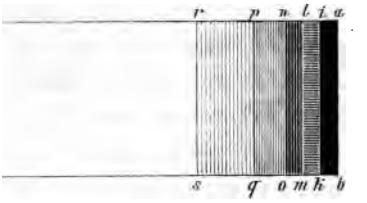


Fig. 2.

schritten hat, aber noch nicht starr ist. Die alleräusserste Schicht hat vermuthlich in unmessbarer Dünne schon unmittelbar beim Anlegen des Schnitts ihre Spaltung vollendet (vgl. oben).

---

3. Vorversuche über Negativität durch beschleunigte Spaltung.

Aus Analogie und theoretischen Gründen ist es sehr wahrscheinlich, wie sich weiter unten ergeben wird, dass die in schnellerer Spaltung begriffenen Muskeltheile sich negativ verhalten gegen solche, welche in langsamerer Spaltung begriffen sind. Ehe ich auf diese Ableitung eingehe, will ich zunächst einige Versuche beschreiben, durch welche es leicht gelingt nachzuweisen, dass man wirklich durch Einleitung einer schnellen Spaltung (Erstarrung) eine beliebige Stelle des Muskels stark negativ machen kann, wobei wir vorläufig von bestehenden Theorien absehen.

Ein Froschmuskel, möglichst dünn, am besten ein Sartorius, wird an einem Seidenfaden so aufgehängt, dass das untere Ende einige Linien weit in eine halbprocentige Kochsalzlösung taucht. Die beiden unpolarisirbaren du Bois'schen Thonstiefelelectroden werden so an-

gebracht, dass die eine das obere Ende des Muskels berührt, die andere in die Kochsalzlösung eintaucht. Der sich zeigende Strom wird (mittels des du Bois-Reymond'schen Compensators) compensirt. Jetzt wird die Kochsalzlösung, welche auf einem Wasserbade steht, langsam erwärmt. Bei etwa 30° zeigt sich ein sehr schwacher Strom, der im Muskel absteigt (das eingetauchte Ende wird positiv); von diesem Strom wird weiter unten die Rede sein. Sowie aber die Temperatur der Lösung sich 40° C. nähert, entsteht ein ausserordentlich starker Strom, welcher im Muskel aufsteigt, d. h. das eingetauchte Stück wird stark negativ; dieser Strom tritt so sicher ein, dass man durch Betrachten der Multiplicatornadel sicher den Zeitpunct angeben kann, wann das Thermometer in der Kochsalzlösung 39—40° anzeigt. Die Stärke des Stromes (durch Compensation gemessen) ist unvergleichlich viel grösser als der Strom, den man sonst unter den günstigsten Umständen vom Sartorius erhält, ja sie übertrifft oft die des Muskelstroms des Gastrocnemius.

Es ist für diesen Versuch, natürlich abgesehen von dem zuerst auftretenden, zu compensirenden Strome, ziemlich gleichgültig, mit welcher Stelle der Muskel in die Lösung eintaucht. Doch ist der Erfolg unverkennbar grösser, wenn der Muskel mit seinem Längsschnitt, und zwar mit dem Aequator eingetaucht wird. Der letztere, sehr zierliche Versuch gelingt sehr leicht am Sartorius des Frosches. Man klappt denselben am Aequator um wie einen Streifen Papier, hängt ihn, die beiden Enden nach oben, an einem Faden auf, taucht das untere (aequatoriale) Ende in die Lösung ein, und leitet von dieser und von dem oberen Doppelende zum Multiplicator ab. Der zuerst auftretende, natürlich absteigende, ziemlich kräftige Strom wird compensirt. Der Erfolg der Erwärmung ist genau derselbe wie oben, nur ist wie schon erwähnt, der beim Erstarren der Aequatorialgegend auftretende aufsteigende Strom noch stärker als beim ersten Versuch. Man kann also die Mitte des Längsschnitts eines Muskels durch Erstarren ungemein viel stärker negativ machen, als die beiden Querschnitte desselben sind.

Endlich will ich noch eine dritte Modification dieses Versuches

anführen, welche ihn besonders instructiv macht. Der Versuch gelingt nämlich, eben so gut wie an einem einzelnen Muskel, auch an ganzen Gliedmaassen (die Ableitung dieser Erscheinung wird weiter unten bei der Besprechung der „Muskelketten" gegeben werden). Wenn man nun ein Froschpräparat, bestehend aus beiden durch das Becken zusammenhängenden Hinterbeinen (die Füsse abgeschnitten) so befestigt, dass es rittlings über zwei Gefässen mit Kochsalzlösung hängt, in die die beiden Unterschenkel eintauchen, und von welchen zum Multiplicator abgeleitet wird, so kann man, nach Compensation des zuerst etwa vorhandenen Stromes, zuerst durch Erwärmen des einen Gefässes auf 40^0 einen in dem entsprechenden Beine aufsteigenden starken Strom hervorbringen, und diesen dann durch Erwärmen des anderen Gefässes nahezu compensiren.

Ehe ich an die Discussion dieser Versuche gehe, muss ich noch einige Einzelheiten anführen. Wenn man die Temperatur über 40^0 hinaus steigert, so hat dies keine weitere Steigerung des Stromes zur Folge, sondern der Strom behält seine Stärke. Hält man die Temperatur bei dem Versuche mit dem umgeklappten Sartorius auf 40^0 oder darüber, so sieht man die Starre in der nicht eingetauchten Strecke immer weiter hinaufkriechen, und sobald sie sich den oberen Muskelenden nähert, was bei der Kürze des halben Sartorius bald erfolgt, so nimmt der Strom sehr beträchtlich ab und schwindet endlich, wenn der ganze Muskel erstarrt ist, gänzlich. — Hat man dicke Muskeln oder ganze Gliedmaassen zu dem Versuche verwandt, so scheint es bei nicht sehr langsamem Erwärmen oft, als ob die Negativität des eingetauchten Muskelendes erst bei Temperaturen von $45 - 50^0$ eintrete; dies rührt aber nur daher dass die Erwärmung des dicken Muskels so viel Zeit in Anspruch nimmt, dass beim Eintritt der Erstarrung die Lösung schon auf viel höhere Temperaturen gelangt ist. Erwärmt man daher äusserst langsam, so tritt auch hier der Strom schon unter 40^0 auf. — Wenn man nach Entwicklung des Stromes die Lösung wieder abkühlt, so wird der Strom allerdings wesentlich geschwächt, aber durchaus nicht beseitigt, und auch so

bleibt das eingetauchte Stück stets stärker negativ als das obere Muskelende, auch wenn dies künstlichen Querschnitt hat.

Bei der Besprechung dieser Versuche kommt zunächst die bei gelindem Erwärmen eintretende schwache Positivität des eingetauchten Endes in Frage. Diese Erscheinung hat, wie eine eingehende experimentelle Ermittelung gezeigt hat, mit den Lebenseigenschaften des Muskels nichts zu thun. Erstens nämlich tritt dieselbe genau ebenso ein, wenn man mit einem von vorn herein starren Muskel arbeitet; hier sieht man ebenfalls den eingetauchten Theil bei gelinder Erwärmung positiv werden, und diese Positivität steigt continuirlich, je weiter man erwärmt, bis zu $80-90^0$. Niemals tritt hier der starke aufsteigende Strom ein, den der lebende Muskel bei 40^0 regelmässig zeigt; man sieht also, dass dieser Strom den anderen zu überwinden hat, und dass also die Stärke des ersteren noch etwas grösser ist als sie der Compensator anzeigt. — Zweitens kann man den in Rede stehenden absteigenden Strom, sowohl beim lebenden als beim starren Muskel, um so unmerklicher machen, je allmählicher man erhitzt; und je besser dies gelingt, um so deutlicher erkennt man (beim lebenden Muskel), dass schon weit unter 40^0 sich eine deutliche Negativität des eingetauchten Muskelendes einstellt, die aber bei nahezu 40^0 enorm sich steigert.

Die im Anfang beobachtete schwache Positivität des eingetauchten Stücks ist also als eine Störung zu betrachten, vermuthlich davon herrührend, dass die Thonmasse und die Muskelsubstanz ungleich schnell an der Erwärmung der Kochsalzlösung theilnehmen; dass hierdurch und durch ähnliche thermische Verhältnisse Ströme entstehen können, ist durchaus nicht ohne Beispiel*). Das Wesentliche unseres Versuches ist also Folgendes:

Jede beliebige Stelle eines Muskels wird durch Er-

---

*) Ueber Ströme durch ungleiche Erwärmung von Leitern zweiter Classe vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 206ff.

wärmung negativ gegen die übrige Muskelsubstanz (vorherige Ströme compensirt gedacht); diese Negativität wird plötzlich enorm stark bei 40°, und kann durch weiteres Erwärmen nicht gesteigert werden.

Man kann nun diese Erscheinung auf zwei Arten erklären. Erstens mittels der du Bois'schen Moleculartheorie: Berührt die eingetauchte Stelle die Kochsalzlösung nur mit Längsschnitt, wie bei dem Versuche mit dem umgeklappten Sartorius, so stellt die Erstarrung der eingetauchten Strecke, indem sie deren electromotorische Wirksamkeit vernichtet, gleichsam einen künstlichen Querschnitt her (analog der Aetzung der parelectronomischen Schicht), wodurch die eingetauchte Strecke, wie ein an einen Querschnitt angelegter indifferenter Leiter, negativ werden muss. Enthält aber die eingetauchte Strecke einen Querschnitt, so berührt sie die Kochsalzlösung mit Längs- und Querschnitt; indem nun durch Erstarren der eingetauchten Strecke eine reine Querschnittsberührung hergestellt wird, muss die Negativität der eingetauchten Strecke zunehmen. Man sieht also, die du Bois'sche Theorie bewährt sich diesen neuen Versuchen gegenüber vollkommen. Die einzige Schwierigkeit könnte darin gefunden werden, dass unter allen Umständen die eingetauchte Strecke sehr viel stärker negativ wird als jede andere Muskelstelle, selbst ein künstlicher Querschnitt; aber dies könnte darin seinen Grund haben, dass die Ableitung von dem neu entstandenen künstlichen Querschnitt viel vollkommener ist, als die gewöhnliche Querschnittsableitung. — Auch die schon vor dem Erstarren durch die Erwärmung eintretende Negativität vereinigt sich gut mit der du Bois'schen Theorie; denn damit die Wirkung eines neugebildeten künstlichen Querschnitts auftrete, ist es nicht nöthig, dass die eingetauchte Strecke ihre electromotorischen Eigenschaften gänzlich einbüsse, sondern es genügt zum Beginn jener Wirkung bereits eine blosse Verminderung ihrer electromotorischen Eigenschaften, wie sie schon vor der vollendeten Starre auftreten muss.

Die zweite Erklärung der beobachteten Erscheinung abstrahirt von einer bereits vorhandenen Theorie; sie deutet dieselbe einfach

dahin, dass der Erstarrungsprocess die von ihm ergriffene Substanz negativ mache, und zwar um so stärker, je lebhafter er verläuft. Es wird sich weiterhin zeigen, dass diese Deutung eben so gut wie die du Bois'sche Theorie nicht bloss die eben beschriebenen, sondern sämmtliche Erscheinungen des Muskel- und Nervenstroms zu erklären vermag. Es wird sich weiterhin ergeben, wodurch diese neue Deutung berechtigt ist, und welche etwaigen Vorzüge sie vor der anderen hat.

Zunächst gebe ich noch einige andere Versuchsformen an, durch welche man zeigen kann, dass erstarrende Substanz sich negativ verhält gegen nicht, oder weniger energisch, erstarrende. Diese Formen haben den Vorzug, die Negativität in voller Deutlichkeit bereits in solchen Stadien der Erstarrung zu zeigen, in welchen ihr Hervortreten bei den Erwärmungsversuchen durch die oben beschriebene Störung verhindert wird.

Ein Sartorius wird wie oben aufgehängt und abgeleitet; nach der Compensation wird die Kochsalzlösung sehr schwach mit einer beliebigen Säure angesäuert. Sofort sieht man einen im Muskel aufsteigenden Strom entstehen, welcher beständig an Stärke zunimmt, aber nicht die Höhe erreicht wie in den Erwärmungsversuchen. Dass dieser Strom nicht von Veränderungen des Leitungsvermögens herrühren kann, liegt auf der Hand, denn diese können nur einen vorhandenen Strom verstärken oder schwächen, nicht aber Ströme hervorrufen; überhaupt aber sind alle in diesem Aufsatz gemachten Angaben über Stromentwicklung*) und Stromstärken nach der Compensationsmethode festgestellt, bei welcher bekanntlich der Widerstand im Versuchskreise gänzlich eliminirt ist. — Ferner könnte man an die Bildung einer Säure-Alkali-Kette denken; allein dieser Einwurf wird abgesehen von der (wie sich weiter unten ergeben wird) gänzlichen Untauglichkeit dieser Annahme zur Erklärung der Erscheinung, am bündigsten da-

*) Auch für Stromentwicklung ist diese Feststellung von Werth, da bei ungenauem Einstehen der Nadel auf Null eine Verbesserung des Leitungsvermögens eine Stromentwicklung vortäuschen kann.

durch widerlegt, dass genau derselbe aufsteigende Strom entsteht, wenn man statt einer Säure Alkali zur Flüssigkeit zusetzt. Es handelt sich also überhaupt nur um eine Beschleunigung des Erstarrungsprocesses, gleichviel durch welche Einwirkung, und man hat auch hier wieder die Wahl zwischen den beiden oben angegebenen Erklärungen. Dass der Strom hier nie so stark wird, wie bei den Erwärmungsversuchen, vermag ich nach der Moleculartheorie nicht zu erklären, denn die Zerstörung der eingetauchten Strecke ist in beiden Versuchsweisen schliesslich gleich vollkommen. Dagegen ist es nach der andern Erklärung leicht sich vorzustellen, dass bei der Erstarrung durch Erwärmung der Process zuerst sehr wenig und erst nahe 40° erheblich beschleunigt wird, während bei der Erstarrung durch chemische Agentien der Process viel gleichmässiger verläuft und wahrscheinlich in seinen letzten Stadien von der Wärmeerstarrung wesentlich verschieden geartet ist*).

Eine andre Art, Negativität einer beliebigen Muskelstelle hervorzubringen, welche sich ebenfalls hier anreihen lässt, ist folgende: Man leitet von zwei beliebigen Puncten eines Muskels zum Multiplicator ab, compensirt den Strom, macht nun in der Nähe der am Längsschnitt liegenden Ableitungsstelle einen Einschnitt in die Substanz des Muskels, und fügt die Schnittflächen sorgfältig an einander. Sehr schnell zeigt sich ein Strom, welcher im Muskel von der in der Nähe der Verletzung liegenden Electrode zu der andern gerichtet ist. Verschiebt man diese Electrode so, dass sie grade auf der Wunde liegt, so ist der Strom ungemein stark. Es zeigt sich also die Substanz in der Nähe einer Muskelwunde negativ gegen andre Puncte (vorherige Ströme compensirt gedacht). Dieser Versuch ist nur eine bequemere Form des folgenden: Zwei Muskelstücke werden mit künstlichen Querschnitten an einander gefügt; die in der Nähe der letzteren liegenden Puncte verhalten sich ebenso stark negativ gegen andre Puncte wie vor der Zusammenfügung. Nach der Moleculartheorie erklären

*) Vgl. meine „Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln etc." S. 102.

sich diese Erscheinungen folgendermassen: Wenn man zwei künstliche Querschnitte ganz vollkommen an einander fügen könnte, so müssten sich die negativen Molecülflächen beider ebenso in ihrer Wirkung aufheben, wie im natürlichen Gefüge des Muskels; es müssten dann also die zusammengefügten Stücke sich wie Ein Muskel verhalten, der Aequator würde, wenn beide Hälften gleich sind, grade in die Fuge fallen. Da aber eine so vollkommene Zusammenfügung nicht denkbar ist, so wird auch nach der Zusammenlegung etwas von der Wirkung der Querschnitte übrig bleiben. Eine gewisse Neutralisirung beider muss aber auch bei unvollkommener Zusammenfügung eintreten. Es existirt nun soviel ich sehe kein Anhaltspunct für eine nähere Bestimmung, wie weit die Unvollkommenheit der Zusammenfügung gehen müsse, und es scheint also zulässig, selbst starke Negativität in der Nähe der Fuge mit der Moleculartheorie zu vereinbaren. — Nach der anderen Anschauung gestaltet sich die Erklärung sehr einfach. Es ist nämlich schon oben (S. 5) erwähnt, dass der Querschnitt in seiner unmittelbaren Nähe plötzliche und etwas weiter in den Muskel hinein beschleunigte Erstarrung hervorbringt; auf diese Processe hat die Zusammenfügung wie weiter unten erörtert werden wird, nur geringen Einfluss, und so haben wir also in der Nähe der Fuge oder Wunde Muskelsubstanz, die in beschleunigter Erstarrung begriffen ist, und daher ebenso negativ wird, als wenn sie erwärmt oder geätzt würde.

---

4. Ueber eine bisher unbekannte Art von Strömen.

Von der Vorstellung ausgehend, dass möglicherweise die S. 4 ff. beschriebenen Vorgänge am künstlichen Querschnitt einen Antheil an der Entstehung des Muskelstroms haben, unternahm ich es, da directe

Untersuchung aus später anzugebenden Gründen nicht anging, einen möglichst analogen Process künstlich herzustellen und auf Stromentwicklung zu untersuchen. Die Analogie musste ich suchen in dem schichtweise von einer Fläche her in einer Substanz vorrückenden chemischen Process, der wo möglich ebenfalls in einer Spaltung mit Säurebildung bestehen sollte. Ich übergehe die theoretischen Erwägungen, welche mich auf die Vermuthung solcher Ströme führten, da sie zur Sache unwesentlich sind, und gehe sogleich zur Darstellung meiner Versuche über.

a. Nachweisung von Strömen bei einem mit Säurebildung verbundenen Spaltungsvorgang.

Bei den folgenden Versuchen geschah die Stromprüfung mittels des Multiplicators und der du Bois'schen unpolarisirbaren Thonstiefel-Electroden, die Bestimmung der electromotorischen Kraft nach der von du Bois-Reymond modificirten Poggendorff'schen Compensationsmethode mittels des du Bois'schen Compensators.

Bei der sehr geringen Auswahl an Objecten für meinen Zweck war es sehr erfreulich, dass gleich die erste Wahl annähernd zum Ziele führte. Ein sehr naheliegendes Beispiel bot nämlich die Milchsäuregährung des Zuckers, einmal weil sie im chemischen Sinne dem Spaltungsprocesse im Muskel gewissermassen analog ist*), zweitens weil man ein Fortschreiten der Säurung in bestimmter Richtung, wie es der Versuch verlangt, hier ziemlich gut zu erreichen im Stande ist, da man das Ferment (alten Käse) in fester Form in die Zuckerlösung eintauchen kann. Am besten eignet sich zu den Versuchen ganz reifer (durch und durch weicher), nur sehr schwach saurer Kuhkäse. Man nimmt eine (concentrirte) Milchzuckerlösung und taucht in diese eine aus Käse geschnittene Platte, von der ein gutes Stück aus der Lösung herausragen muss (ein wie grosses Stück eintaucht, ist natürlich, sobald man die electromotorische Kraft bestimmt, gleichgültig). Von

*) Vgl. „meine Untersuchungen etc." S. 67 ff.

den beiden Thonstiefeln wird nun der eine in die Lösung eingetaucht, der andere an das herausragende Stück der Käseplatte angelegt (die Länge des herausragenden Stückes ist nöthig, weil sonst leicht die Lösung am Käse bis zur Electrode hinaufkriecht). Bei diesen Versuchen zeigt sich nun (abgesehen von den unten zu erwähnenden Fällen) regelmässig ein schwacher, aber sehr constanter Strom, der vom Käse in die Zuckerlösung hineingeht; seine Stärke ist meist gering, häufig aber grösser als die des Muskelstroms des Adductor magnus vom Frosch. Die Versuche schlagen fehl (kein Strom oder selbst umgekehrte Ströme) bei zu frischen (nicht ganz reifen, im Innern noch krümligen, stark sauer reagirenden) Käsen; sie sind ferner zuweilen beim ersten Eintauchen nicht sogleich in gesetzmässiger Weise entwickelt, erlangen aber bald ihre volle Stärke, welche dann tagelang unverändert anhält; in solchen Fällen gelingt es meist, die Ströme sofort hervorzurufen, wenn man die Lösung auf etwa 40^0 erwärmt, der Strom bleibt dann auch nach dem Abkühlen bestehen.*) Sehr sicher, noch prompter als bei Anwendung von Zuckerlösung, sind die Ströme vorhanden, wenn man dieselbe durch Milch ersetzt. Abkühlung der Flüssigkeit auf nahe 0^0 schwächt den Strom bis nahe zur Vernichtung.

Zur Erklärung dieser Ströme könnte man nun zunächst, die saure Reaction des Käses im Auge habend, dieselben für Säure-Alkali-Ströme halten. Aber abgesehen davon dass bei solchen Strömen die Säure im Gegentheil meist positiv sich verhält**), ergiebt sich direct die Unhaltbarkeit dieser Ansicht: 1. daraus dass grade nur ganz alte Käse, welche kaum sauer sind, die Ströme geben; 2. daraus dass Käse in Kochsalzlösungen von beliebiger Concentration getaucht, niemals Ströme von irgendwelcher nennenswerthen Stärke oder regel-

---

*) Während des Erwärmens selbst treten grosse Unregelmässigkeiten in den Erscheinungen ein (vgl. auch S. 9); das im Texte Angegebene bezieht sich nur auf constanten Temperaturzustand.

**) S. Wiedemann, die Lehre vom Galvanismus I. S. 72, 75.

mässiger Richtung liefert*); 3. daraus dass man der Zuckerlösung nach Belieben Säure oder Alkali zusetzen kann, erstere soviel, dass die Reaction die des Käses unvergleichlich übertrifft, ohne dass der Strom dadurch in Stärke oder Richtung verändert wird; nur darf der Zusatz eine gewisse ziemlich hoch liegende Grenze nicht überschreiten, welche höchst wahrscheinlich die Gährung hindert.

Ferner könnte man, auf die zuweilen vorkommenden Unregelmässigkeiten sich stützend, die ganzen beobachteten Erscheinungen für Zufälligkeiten halten, die von unbeachteten oder unberechenbaren Umständen herrühren, ein Einwand, der bei Strömen von solcher Schwäche immerhin beachtenswerth ist. Allein die höchst überwiegende Regelmässigkeit der Erscheinungen (vorausgesetzt, dass man wirklich völlig reifen Käse verwendet), ferner die Hervorrufung durch die Gährungen begünstigende Erwärmung auf 40^0, und die Schwächung durch Abkühlung (s. oben)**), weisen diesen Gedanken entschieden zurück und deuten an, dass alle Abweichungen dem Nichteintritt der Gährung zuzuschreiben sind. In der That sind die Bedingungen derselben noch viel zu wenig bekannt, um sie völlig beherrschen zu können; man kennt nicht das als Ferment wirksame Element des Käses; ferner ist der Käse selbst eine sehr complicirte und veränderliche Masse, und es ist sehr möglich, dass bei Benetzung mit Zuckerlösung oder Milch im Käse selbst gährungsartige Processe vor sich gehen, die möglicherweise unter Umständen entgegengesetzt gerichtete

---

*) Bei den Versuchen ist es sehr wesentlich darauf zu achten, dass nicht etwa Electroden, welche vorher mit Käse oder Zuckerlösung in Berührung waren, bei einem folgenden Versuch in Salzlösung getaucht, oder mit einander vertauscht werden.

**) Ich habe auch versucht dem Käse durch Siedehitze seine fermentative Wirksamkeit zu rauben. Beim Kochen zerfällt er aber in eine weiche flockige Substanz. Sammelt man dieselbe auf einem Filter, presst sie aus und formt daraus Stücke, so geben diese allerdings keinen Strom mit der Zuckerlösung. Man kann jedoch gegen die Beweiskraft dieses Versuches einwenden, dass der Verlust der electromotorischen Kraft in der Extraction eines wirksamen Bestandtheils durch das Kochen mit Wasser seine Ursache habe.

Ströme liefern könnten. Vor allen Dingen aber verhält sich derselbe Käse in allen Versuchen stets gleichartig, so dass also eine grosse Anzahl der zufälligen Versuchsbedingungen als unwesentlich ausgeschlossen ist. Weit entfernt also den Zusammenhang der Ströme mit der Gährung umzustossen, können die Abweichungen sie gewissermassen nur bestätigen.

Die Ströme hängen also in irgend welcher Weise mit der eigenthümlichen Beziehung des Käses zur Milchzuckerlösung zusammen. In der physicalischen Litteratur habe ich nichts hiermit Vergleichbares auffinden können. Es entstand nun zunächst die Frage, ob auch andere Combinationen eines Fermentes mit einer von ihm beeinflussten Substanz ähnliche Ströme zeigen. Meine Bemühungen in dieser Beziehung sind erfolglos geblieben. Platten aus Presshefe in 40^0 warmer Traubenzuckerlösung (an der Berührungsfläche entsteht sofort lebhafte Kohlensäureentwicklung) zeigen keine Spur von Strom. Andere Combinationen habe ich nicht untersuchen können, da die Fermente sich meist nicht in eine zu Versuchen dieser Art geeignete Form bringen lassen.

b. Bemerkungen über diese Ströme.

Aus dem zuletzt Gesagten ergiebt sich, dass wir es hier mit einem vor der Hand einzeln dastehenden Falle von Stromentwicklung zu thun haben. Der empirische Ausdruck für das vorliegende Factum ist, dass beim Contact von Käse mit Zuckerlösung, und Schliessung zum Kreise mit Vermeidung aller anderen Ursachen zur Strombildung, ein Strom sich zeigt, welcher an der Contactfläche vom Käse in die Zuckerlösung hineingeht, unter den Bedingungen bei welchen die Gährung stattfindet.

Für den hier beabsichtigten Analogie-Schluss ist es erforderlich die Bedingungen des Vorgangs etwas näher in's Auge zu fassen. Die saure Gährung des Zuckers ist eine Spaltung, bei welcher stärkere Affinitäten, als im Zucker gesättigt sind, gesättigt werden; dies ergiebt sich nicht bloss aus der Vergleichung der chemischen Constitu-

tion des Zuckers und der Milchsäure, sondern auch aus dem spontanen Verlauf des Processes, bei welchem das Ferment nur auslösend wirkt. Ein solcher Vorgang muss nach dem Gesetz der Erhaltung der Kraft ebensowohl mit Freiwerden von Kräften verbunden sein, wie andere Fälle chemischer Sättigung (Oxydation etc.). Unter den oben präcisirten Bedingungen äussert sich nun dies Freiwerden von Kräften als Electricitätsentwicklung, während es unter anderen Bedingungen vielleicht als Wärmebildung auftritt; grade wie die Oxydation des Zinks oder des an einer Platinplatte befindlichen Wasserstoffgases in Wasser bald zur Wärmeentwicklung, bald, wenn zum Kreise geschlossen ist, zu electrischer Strömung Anlass giebt. Die Stromentwicklung in unserm Falle hat also nichts Befremdendes. Die Umstände zu verstehen, welche die Richtung des Stromes bedingen, sind wir dagegen hier ebensowenig im Stande, wie überhaupt bei allen hydroëlectrischen Strömen. Da die Physik in dieser Beziehung noch kein allgemeingültiges Gesetz kennt, so müssen wir uns damit begnügen festzuhalten, dass das Spaltungsproduct in unserem Falle eine Säure ist, und dass in ähnlichen Fällen um so sicherer auf eine Analogie des Vorgangs wird geschlossen werden können, wenn bei gleicher Stromrichtung ebenfalls eine Säure als Spaltungsproduct auftritt. Ich habe deshalb die oben (S. 14) gebrauchte Bezeichnung jeder anderen vorziehen zu müssen geglaubt, weil dieselbe die wesentlichen Bedingungen des Vorgangs zusammenfasst, ohne, etwa durch das Wort Gährungsströme, unberechtigte Verallgemeinerungen zu involviren.

Ohne daher weiteren physicalischen Ermittelungen auf dem dunkelen Gebiet der hydroëlectrischen Stromerzeugung vorzugreifen, wird es gestattet sein, einen dem unsrigen analogen Fall anzunehmen, wenn wir folgende Umstände zusammentreffen sehen: 1. Spaltung einer Substanz mit Sättigung stärkerer Affinitäten, unter der Einwirkung eines Fermentes, 2. Auftreten einer Säure als Spaltungsproduct, 3. Negativität des Fermentes gegen die unter seinem Einfluss in Spaltung begriffene Substanz. Diese drei Umstände sind nun aber, wie wir sehen werden, beim Muskel und Nerven in der Weise verwirklicht, dass jene Annahme gerechtfertigt ist, welche nun weiter dazu führt

zunächst sämmtliche electromotorischen Erscheinungen auf das Befriedigendste zu erklären.

Ehe ich zur Erklärung der electromotorischen Erscheinungen mit Hülfe dieser Uebertragung schreite, will ich nur noch bemerken, dass ausser den eben angegebenen drei Momenten, auf welche wir zunächst uns stützen werden, weiterhin sich noch eine Anzahl anderer Grundlagen für die Richtigkeit unsrer Deutung darbieten wird.

---

5. Anwendung des erhaltenen Resultates auf den Muskel.

Ruhender Strom. Neigungsströme. Parelectronomie. Stromesschwankung im thätigen Zustande.

Ich habe oben angeführt, dass die von mir beobachteten Gährungsströme in der Regel schwächer sind, als die Muskelströme. Sollte Jemand dieses quantitative Verhältniss als einen Einwand gegen die unten folgende Uebertragung betrachten, so muss ich daran erinnern, dass die Fermentwirkung eines in Zuckerlösung getauchten Käsestücks viel unregelmässiger und schwächer ist, als die sogleich zu besprechende beim Muskel. Während im Muskel die Säuerung vom Querschnitt her rasch in den Muskel hineinkriecht, ist in der Zuckerlösung selbst nach tagelanger Wirkung (wobei der Strom ausserordentlich constant bleibt) kaum eine Spur von Säuerung zu constatiren; freilich vertheilt sich hier die gebildete Säure sogleich durch Diffusion in der ganzen Flüssigkeitsmasse und ist daher schwerer nachzuweisen als im Muskel, wo sie an Ort und Stelle bleibt; aber dennoch lehrt die Erwägung aller Umstande, dass die Säurebildung im Muskel bei weitem energischer von Statten geht. — Ueberhaupt aber ist der Abstand der Stromstärken durchaus nicht so gross, um einen ernstlichen

Einwand abzugeben; eine Gleichheit derselben zu erwarten ist aber nicht der mindeste Grund.

Ferner ist es für die beabsichtigte Anwendung auf den Muskel wesentlich, vorher noch einen Punct festzustellen. Der Strom ist in unseren Fällen geknüpft an einen Vorgang, den wir bezeichnet haben als Spaltung einer Substanz mit Bildung einer Säure, unter dem Einfluss einer als Ferment wirkenden Substanz. Die Stromstärke wird also zunehmen müssen (bei gleicher Natur der Säure, etc.) mit der Energie oder Geschwindigkeit dieses Vorgangs, d. h. mit der Steilheit der Curve seines zeitlichen Verlaufs.

Endlich ist festzuhalten, dass es für die Stärke des Stromes gleichgültig sein muss: 1. wie viel Säure im Ganzen gebildet wird, es kommt nur auf die Geschwindigkeit der Säurebildung an; 2. ob die Säure frei auftritt, oder ob sie durch das Vorhandensein freien Alkalis gesättigt wird, d. h. ob die Säurebildung sich als Auftreten saurer, oder als Vermehrung saurer, oder als Verminderung alkalischer Reaction äussert (dies beweisen die S. 16 angeführten Gährungsversuche mit sauer und alkalisch gemachter Zuckerlösung). Ich werde daher im Folgenden, um Missverständnisse zu verhüten, gar nicht von Säuerung, sondern stets von Spaltung (in dem S. 4 besprochenen Sinne) sprechen, was zugleich den Vortheil hat, den möglichen Antheil, den die übrigen Theilerscheinungen des musculären Spaltungsprocesses (Kohlensäurebildung, Myosinbildung) an der Negativität des Querschnitts ebenso gut wie die Milchsäurebildung haben können — nicht von vornherein auszuschliessen.

Jetzt endlich kehren wir zu der S. 6 verlassenen Betrachtung des Muskels mit künstlichem Querschnitt zurück. Es ist daselbst bereits gesagt worden, dass die äusserste Schicht des Muskels nothwendig bereits durch den ungeheuren Eingriff des Schnittes im Tetanus erstarrt sein muss, und dass auf diese eine Anzahl Schichten folgen, die der Erstarrung um so näher sind, je näher dem Querschnitt sie liegen, je längere Zeit seit der Anlegung desselben verflossen ist, und

je günstiger die Bedingungen des Erstarrungsprocesses sind (je höher z. B. die Temperatur ist).

Als die Ursache der Erstarrung vom Querschnitt her können wir betrachten: 1. den Sauerstoff der Luft, 2. die durch die momentane Erstarrung der oberflächlichsten Schicht gebildeten Producte (freie Säure etc.), welche gleichsam ansteckend in der Nachbarschaft die Erstarrung einleiten. Es wird sich weiter unten zeigen, dass diese beiden Einflüsse existiren. Wie dem auch sei, jedenfalls kann die oberflächlichste Schicht als der Träger der die Spaltung bewirkenden Stoffe (Luftsauerstoff oder freie Säure) angesehen werden (wie der Käse in den Gährungsversuchen). Ebenso aber wie die oberflächlichste Schicht auf die nächstfolgende gleichsam als Spaltungsferment wirkt, so diese wieder auf die ihr folgende, aber natürlich in schwächerem Maassstabe. Die an einem Puncte eingeleitete Spaltung pflanzt sich also immer weiter in der Nachbarschaft fort. Dies ist übrigens, wie weiter unten erörtert werden wird, in weit vollkommnerem Grade noch der Fall bei der sehr beschleunigten Spaltung im thätigen Zustand; auf dieser fermentartigen Wirkung eines Muskeltheilchens auf das andere beruht die Fortpflanzung des Contractionsvorgangs durch das Muskelrohr, und ebenso auf einer analogen Eigenschaft der Nervensubstanz die Nervenleitung; letzteres wird sich später noch auf einem andern Wege ergeben. Wir halten hier nur fest, dass der langsame Spaltungsvorgang der Erstarrung, einmal in einer Muskelstelle eingeleitet, von hier aus sich langsam in der Muskelsubstanz weiter verbreitet (ebenso, aber sehr schnell, der völlig analoge aber sehr viel schnellere Spaltungsvorgang, der der Thätigkeit zu Grunde liegt).

Da nun also wie bemerkt, jede dem Querschnitt nähere Schicht als Spaltungsferment auf die nächstinnere wirkt, und zwar um so energischer, je grösser ihre eigene Spaltungsgeschwindigkeit ist, so muss sich zunächst die oberflächlichste Schicht negativ gegen die folgende, diese wieder negativ gegen die dritte und so fort jede Schicht negativ gegen die nächstinnere verhalten; aber der electrische Gegensatz zwischen je zwei sich berührenden Schichten muss um so kleiner

sein, je weiter nach innen sie liegen, weil die fermentirende Wirkung und somit die Geschwindigkeit der Spaltung nach innen abnimmt.

Weiterhin aber gestaltet sich nach dem S. 5 Erörterten die Sachlage etwas anders. Die Schicht grösster Spaltungsgeschwindigkeit, also grösster fermentirender Kraft, rückt immer tiefer in den Muskel hinein. Die nach aussen von ihr liegenden mehr oder weniger starren Schichten haben keine Gelegenheit mehr, fermentartig zu wirken. Sie werden sich daher im Allgemeinen als indifferente Leiter verhalten, und den electrischen Ausdruck der zunächst liegenden, noch in zunehmender Spaltungsgeschwindigkeit begriffenen Schicht bilden.

Man kann also die Verhältnisse kurz durch folgende Sätze ausdrücken: Von zwei benachbarten Schichten, von denen die eine in schnellerer Spaltung begriffen ist als die andere, und fermentartig auf letztere wirkt*), verhält sich die erstere negativ gegen die andere, und zwar um so stärker, je grösser der Unterschied in den Geschwindigkeiten ist. Hieraus folgt weiter:

Von zwei beliebigen Muskelschichten verhält sich die in schnellerer Spaltung begriffene negativ gegen die andere, und zwar um so stärker, je grösser der Unterschied ihrer Spaltungsgeschwindigkeiten ist, — wobei vorläufig vorausgesetzt werden muss, dass zwischen beiden eine continuirliche Reihe von Schichten mit stets in gleicher Richtung wachsenden Spaltungsgeschwindigkeiten liegt (Näheres hierüber weiter unten).

Der Leser hat jedenfalls bereits erkannt, dass auf diese Weise für den Muskel mit künstlichem Querschnitt nicht bloss die Ströme zwischen diesem und dem Längsschnitt, sondern auch die schwachen Längsschnittsströme (deren Herleitung aus der Moleculartheorie bekanntlich gewisse Schwierigkeiten hat**), einfach erklärt sind.

---

*) Diese Beschränkung ist nöthig, da nach der zu Grunde gelegten Anschauung die querschraffirte Schicht ikml in Fig. 2, Seite 6, weil ohne Fermentwirkung auf die Nachbarschaft, sich als indifferenter Leiter verhält, während sie ohne diesen Zusatz die Negativität des Querschnitts etwas vermindern würde.

**) Vgl. du Bois-Reymond, über das Gesetz des Muskelstroms etc. Reichert & du Bois' Archiv 1863. S. 583 ff.

Der künstliche Querschnitt muss sich negativ verhalten gegen jeden anderen Punct des Muskels, weil die in schnellster Spaltung begriffene Schicht ihm entweder unmittelbar anliegt (Fig. 1), oder durch indifferente Leiter (schon erstarrte Schichten, und solche, welche das Maximum der Geschwindigkeit bereits überschritten haben) von ihm getrennt ist (Fig. 2).

Der Längsschnitt des Muskels wird, da die Vorgänge in den oberflächlich gelegenen Röhren kaum schneller verlaufen können, als in den tieferen (wegen des sehr vollkommenen Schutzes durch Perimysium und Sarcolemm), ein ziemlich treues Bild der electrischen Zustände in der jedem Puncte entsprechenden Querschicht gewähren. Da nun wie Fig. 1 und 2 andeuten, die Geschwindigkeit der Spaltung vom Querschnitt nach dem Innern des Muskels continuirlich kleiner wird, so muss nicht bloss jeder Querschnittspunct, sondern auch jeder dem Querschnitt nähere Längsschnittspunct negativ gegen mittlere Längsschnittspuncte sich verhalten.

Der Muskelstrom muss ferner zunehmen durch Einflüsse, welche den vom Querschnitt her vorschreitenden Spaltungsprocess begünstigen, namentlich durch erhöhte Temperatur, wie in den S. 6 ff. angeführten Versuchen. Dies gilt jedoch nicht ganz allgemein; denn spaltungsbefördernde Einflüsse können auch auf alle Theile des Muskels gleichmässig beschleunigend einwirken; in diesem Falle werden sie möglicherweise ohne Einfluss auf die Stärke des Stromes sein, ebensogut aber ist eine Schwächung, ja eine Umkehr des Stromes möglich, wenn nämlich die Beschleunigung die Innensubstanz stärker trifft als die dem Querschnitt näheren Schichten.

Wir haben nun ferner allen Grund anzunehmen, dass das spontane Erstarren des durchschnittenen Muskels nicht allein vom Querschnitt ausgeht, sondern dass unabhängig von diesem die ganze Muskelmasse allmählich erstarrt; es ist daher erklärlich, dass der Muskelstrom unter sonst gleichbleibenden Bedingungen im Allgemeinen von Anfang an in beständiger, allerdings sehr langsamer Abnahme

begriffen ist.*) Endlich sobald der Spaltungsprocess im ganzen Muskel beendet ist, d. h. sobald der letztere vollständig erstarrt ist, muss der Muskelstrom gänzlich aufhören.

Legt man einen schrägen Querschnitt an, oder zieht man einen senkrecht durchschnittenen Muskel derart schief, dass ein schräger Querschnitt entsteht, so wird die an einem senkrechten Querschnitt an allen Puncten gleiche Geschwindigkeit des Erstarrens nunmehr ungleichmässig über den Querschnitt vertheilt. Man kann sich nämlich wie bereits oben erwähnt, den erstarrungsbeschleunigenden Einfluss des Querschnitts nicht anders vorstellen, denn als herrührend von einem zerstörenden Einfluss der Luft, oder von einem gleichen Einfluss der einmal (im Tetanus, vgl. oben) erstarrten oberflächlichsten Schicht, welche gleichsam ansteckend auf die Nachbarschaft wirkt. Wie dem auch sei, beide Einflüsse müssen sich in der Nähe der scharfen Kanten des schrägen Querschnitts energischer geltend machen als in der Nähe der stumpfen. Denn dieser Einfluss muss wachsen mit dem Verhältniss der schädlichen Fläche zum Muskelinhalt, dies Verhältniss nimmt aber nach der scharfen Kante hin zu. Stellt nun die krumme Linie *cde* in Fig. 3 die Stellen dar, an welchen in einem bestimmten Moment die Spaltung einen gewissen Grad erreicht hat, so zeigt die grössere Entfernung dieser Linie von der Ecke *a* im Vergleich zu der von der Ecke *b* an, dass die Geschwindigkeit der Spaltung bei *a* grösser ist als bei *b*, folglich muss sich *a* gegen *b* negativ verhalten. (Auf Längsschnitten eines Muskelrhombus gelingt es nicht

---

*) Nachträglicher Zusatz. Der Güte des Herrn Prof. du Bois-Reymond verdanke ich einen Separatabdruck einer neuen Arbeit von ihm: „Ueber die Erscheinungsweise des Muskel- und Nervenstromes bei Anwendung der neuen Methoden zu deren Ableitung“ (53 Seiten), in welcher interessante Thatsachen über den zeitlichen postmortalen Verlauf des Muskel- und Nervenstromes mitgetheilt werden. Da diese Untersuchungen aber noch nicht abgeschlossen sind und eine Fortsetzung derselben in Aussicht gestellt ist, so wird es gerathen sein, die Schlüsse betreffs des zeitlichen Verlaufs der Spaltungsgeschwindigkeit am Querschnitt und im Innern des Muskels, welche sich auf diese Untersuchungen gründen lassen, bis zur Vollendung derselben zu vertagen.

durch einfachen Abdruck derselben auf blaues Lacmuspapier die gezeichnete Curve darzustellen; aber man kann sie stückweise ermitteln, indem man schnell hintereinander in der Richtung vertical zur Muskel-

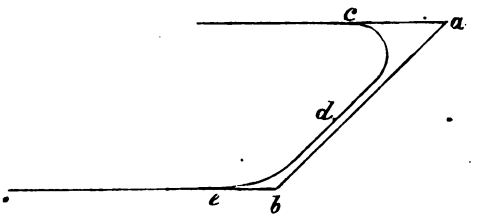


Fig. 3.

axe Querschnitte anlegt, von *a* beginnend, und jeden neuen Querschnitt auf Lacmuspapier abdrückt.) Die scharfe Kante eines möglichst schrägen Querschnitts stellt überhaupt die am schnellsten erstarrende (unter gewöhnlichen Verhältnissen), also die negativste Stelle des ganzen Muskels dar, und es lassen sich daher auf diesem Wege, wie du Bois-Reymond entdeckt hat*), dem Muskel die stärksten Ströme entlocken. Diese Erklärung der „Neigungsströme" ist auch vollkommen stichhaltig für den Fall, dass man einen schrägen Querschnitt derart schief zieht, dass die vorher scharfe Kante zur stumpfen wird;**) es muss sich dann sogleich der Neigungsstrom umkehren, da von jetzt ab die Geschwindigkeit des Erstarrens an der nunmehr scharfen Kante grösste ist.

Es lässt sich nun auch umgekehrt, wie man den Muskelstrom durch Beschleunigung der Erstarrung (mittels schräger Querschnitte) verstärken kann, der Strom schwächen, wenn man die am Querschnitt wirkenden schädlichen Einflüsse vermindert. Dies geschieht in folgendem Versuch, welcher zugleich darthut, dass von den oben (S. 21) hingestellten beiden Möglichkeiten bezüglich dieses Einflusses, die erstgenannte, nämlich der Einfluss der Blosslegung, jedenfalls eine Rolle

*) Ueber das Gesetz des Muskelstroms etc. S. 568.

**) Vgl. du Bois-Reymond, Zusatz zu der Lehre von den Neigungsströmen des Muskels. Berliner Monatsberichte 1866. S. 387 ff.

spielt. Man lege nämlich an einem frischen Adductor magnus einen Querschnitt an und leite von diesem und dem Längsschnitt den Muskelstrom ab, dessen electromotorische Kraft man bestimmt. Jetzt lege man an den Querschnitt ein Stück eines anderen Muskels in unwirksamer Anordnung so an, dass der Längsschnitt des angelegten Muskels den Querschnitt des ersteren möglichst vollständig und innig bedeckt; prüft man jetzt sogleich wiederum die electromotorische Kraft, so findet man zuerst den Muskelstrom (des ersten Muskels) annähernd unverändert*), sehr bald aber zeigt sich eine ausserordentliche Abnahme; nimmt man nun aber das angelegte Stück wieder ab, so dass der Querschnitt wieder frei liegt, so erreicht der Strom sofort wieder seine ursprüngliche Stärke. Dies Resultat ist auf keine andre Weise zu erklären, als dadurch, dass das Erstarren am Querschnitt durch gute Bedeckung verzögert wird; denn weder eine Vergrösserung des Widerstandes durch das zwischen Querschnitt und ableitende Vorrichtung gelegte Muskelstück, noch eine etwaige Gegenwirkung des letzteren kann beschuldigt werden, — weil einmal der Widerstand im Multiplicatorkreise bei Messung der electromotorischen Kraft eliminirt ist, und weil zweitens eine etwaige Gegenwirkung des angelegten Muskelstücks 1) nicht immer vorhanden sein könnte, es müsste ebensooft eine Verstärkung eintreten, 2) absolut in dieser Stärke bei beabsichtigter „unwirksamer" Anordnung undenkbar ist, 3) vor Allem augenblicklich sich geltend machen müsste, während die Schwächung wie oben angegeben sich erst zusehends entwickelt.

Was nun die electromotorischen Erscheinungen am unverletzten Muskel betrifft, so sind dieselben bekanntlich nicht in gleicher Regelmässigkeit vorhanden wie am durchschnittenen, treten aber sofort hervor wenn man durch Aetzung der natürlichen Muskelfaserenden gleichsam einen künstlichen Querschnitt herstellt.**) Kälte

*) Dieser Versuch ist, wie schon oben erwähnt, zuerst von du Bois-Reymond angestellt worden, um zu beweisen, dass der Muskelstrom nicht etwa von einem Contact zwischen Muskelsubstanz und Muskelhüllen herrührt. Untersuchungen I. S. 558.

**) Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 56 ff., 118 ff.

begünstigt den stromlosen Zustand. Nach unsrer Anschauung werden auch am unverletzten Muskel alle Puncte, an welchen irgend einer Ursache halber der spontane Spaltungsprocess energischer verläuft als an anderen, sich gegen die letzteren negativ verhalten müssen, und es würde also umgekehrt der Strom ein Prüfungsmitttel sein, um zu erkennen, in welcher Weise die Geschwindigkeit des spontanen Erstarrens im Muskel vertheilt ist. Wenn an unverletzten Muskeln gewöhnlich die Sehne sich negativ verhält gegen die Mitte, so ist uns dies ein Merkmal, dass in diesen Fällen an den natürlichen Enden der Fasern die spontane Erstarrung energischer verläuft als in der Mitte; ein Grund dafür lässt sich vor der Hand nicht mit Sicherheit angeben (vgl. unten). Häufig aber findet man bekanntlich auch Abweichungen hiervon und bei Vergleichung beider Sehnen findet man ganz gewöhnlich die eine electromotorisch wirksam gegen die andere, ohne dass sich ein Grund dafür angeben lässt. Kälte muss, indem sie die spontane Spaltung überhaupt verlangsamt oder aufhebt, die bestehenden electrischen Ströme schwächen oder aufheben.

Jedenfalls ergiebt sich leicht, dass die electromotorischen Erscheinungen am unverletzten Muskel mit der angegebenen Anschauung keineswegs im Widerspruch stehen, dass im Gegentheil die parelectronomisirende Wirkung der Kälte, und die stromentwickelnde Wirkung der Aetzung sehr gut zu ihren Gunsten angeführt werden können. Die Regellosigkeit der Erscheinungen wird durch die angegebene Anschauung auf einfache Ursachen zurückgeführt, deren Studium mittels der Ströme Aufschlüsse über den Verlauf der spontanen Spaltung des ruhenden Muskels verspricht.

Da übrigens bei den unversehrten Muskeln das dünnere Ende sich gewöhnlich negativ verhält gegen das dicke, und da ferner in den Muskelketten (s. unten) ganzer Gliedmaassen, z. B. des Hinterbeins der Frösche, welche bekanntlich erst nach dem Enthäuten electrisch wirksam sich zeigen, das untere Ende, welches durchweg sehr dünne Muskeln enthält, sich negativ verhält gegen die dickmuskelige Oberschenkelgegend, so ist es sehr wohl möglich, dass die electromotorische Wirksamkeit auch der unversehrten Muskeln zum grössten Theil darauf beruht, dass dünnere Muskeln und Muskeltheile wegen des

grösseren Oberflächenverhältnisses schneller sich spalten als dickere, dass also etwas Aehnliches vorliegt, wie bei den Neigungsströmen.

Parelectronomische Umkehrungen des Muskelstroms bieten nach dem eben Gesagten ebenso wenig Schwierigkeit wie blosse Stromverminderungen; im Allgemeinen ist eben am unverletzten Muskel kein Grund bekannt, weshalb stets die Schichten an der Sehne in schnellerer Spaltung begriffen sein sollten, als das Innere. Wo in der That das letztere der Fall ist, die Sehne also gegen den Längsschnitt negativ sich verhält, kann die Kälte leicht nicht bloss wie oben gesagt, durch Aufhebung des ganzen Spaltungsprocesses den Strom annulliren, sondern sie kann ihn auch, wenigstens vorübergehend, umkehren, dann nämlich, wenn sie auf die Querschnittsgegend, etwa wegen grösserer Dünne derselben, schneller durchweg abkühlend wirkt, als auf die Mitte.

So erklären sich auch auf höchst einfache Weise die Stromesumkehrungen, welche du Bois-Reymond beim Eintauchen von Muskeln und Nerven in siedendes Wasser beobachtet hat.*) Die Siedehitze zerstört die specifische Substanz des Muskels, indem sie ihr Spaltungsvermögen für immer vernichtet**); sie bewirkt also dasselbe wie die Kälte, nur letztere bloss vorübergehend, erstere für immer. Es ist nun durch du Bois festgestellt, dass bei vorübergehender Einwirkung der Siedhitze dieselbe nicht den ganzen Muskel durchdringt***), so dass nunmehr sein Inneres noch spaltungsfähig ist, seine oberflächlichen Schichten nicht mehr; der ganze Strom rührt also nur noch her von dem noch spaltungsfähigen Kern im Innern des Muskels, und es ist jetzt nicht der mindeste Grund vorhanden, dass die dem Querschnitt zunächst liegenden Puncte jenes Kernes in energischerer Spaltung begriffen wären als die dem Längsschnitt näheren; eben so gut kann das Umgekehrte eintreten, wie es nach den Beobachtungen du Bois-Reymond's wirklich häufig der Fall ist.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf die oben (S. 6 ff.) an-

---

*) Untersuchungen II. 1. S. 177 f., 287.

**) Vgl. meine „Untersuchungen etc." S. 102.

***) Ueber die angeblich saure Reaction des Muskelfleisches. Berliner Monatsberichte 1859. S. 305 f.

geführten Versuche. Es ist daselbst gezeigt worden, dass jede Beschleunigung des Spaltungsprocesses an irgend einer Stelle des Muskels diese Stelle gegen andere negativ macht (vorherige Ströme compensirt gedacht); dies ist, wie sich ohne weitere Erörterungen ergiebt, mit der hier aufgestellten Anschauung im vollkommensten Einklang. Nur einige dort angeführte Nebenerscheinungen mögen in Kurzem ihre Erklärung finden. Erstens müssen die so erzeugten Ströme um so stärker sein, je geringer die ursprüngliche Spaltungsgeschwindigkeit der beeinflussten Stelle ist, am stärksten also wenn sie am Aequator liegt (S. 7); denn um so grösser wird der durch den Einfluss bewirkte Geschwindigkeitszuwachs sein können. Zweitens können die so erzeugten Ströme stärker sein als der gewöhnliche Muskelstrom, wenn nämlich der erstarrungsbeschleunigende Einfluss stärker ist, als der eines künstlichen Querschnitts; ein solcher Einfluss ist aber die Erwärmung auf nahezu 40° (S. 10). Drittens wird auch nach dem Aufhören des Einflusses der Strom in annähernd gleicher Stärke fortdauern müssen, weil der einmal eingeleitete schnellere Spaltungsprocess sich energischer in den Muskel hinein fortpflanzt (S. 8).

Ehe wir zu den Bewegungserscheinungen des Muskelstroms übergehen, ist, um die Darstellung weniger unbeholfen zu machen, folgende Erwägung nützlich. Wird von zwei Puncten des (verletzten oder unverletzten) Muskels zum Multiplicator abgeleitet, so ist nach unserer Anschauung der sich kundgebende Strom der Ausdruck des Unterschiedes der an beiden Puncten, oder — wenn zunächst indifferente Leiter vorliegen — in deren nächstem Bereich, herrschenden Spaltungsgeschwindigkeit*); dieselbe sei an der einen Stelle a, an der anderen b, so ist die electromotorische Kraft von der Grösse $a-b$ abhängig. Wird nun in den Multiplicatorkreis noch ein zweiter Muskel eingeschaltet, mit zwei Puncten von der Spaltungsgeschwindigkeit c und d, dessen Strom also von $c-d$ abhängig ist, so werden

*) Ein für allemal ist festzuhalten, dass stets nur der Theil des Spaltungsprocesses, welcher bis zum Maximum der Geschwindigkeit reicht, gemeint ist. Jenseits des Maximums verhält sich nach unserer Grundanschauung die Substanz electrisch unwirksam, als wenn sie bereits völlig erstarrt wäre (vgl. Seite 22).

sich beide Ströme algebraisch summiren, der Gesammtstrom ist also bestimmt durch die Grösse $(a-b)+(c-d)$, wenn der Punct von der Geschwindigkeit b durch die Leitung mit dem Punct von der Geschwindigkeit c verbunden ist. Gesetzt nun b sei $= c$, so ist der Ausdruck für den Gesammtstrom $a-d$; mit andern Worten: Sind zwei Muskeln mit zwei Puncten von gleicher Spaltungsgeschwindigkeit an einander gelegt oder durch einen Leiter mit einander verbunden, und leitet man von zwei anderen Puncten beider Muskeln zum Multiplicator ab, so hängt der erhaltene Strom von dem Unterschiede in der Spaltungsgeschwindigkeit der beiden letzteren Puncte ab.

Dies gestattet nun einige sehr wesentliche Vereinfachungen. Zunächst stellt sich heraus, dass für einen einzelnen Muskel der von zwei Puncten abgeleitete Strom nur von den an diesen beiden Puncten vorhandenen Spaltungsgeschwindigkeiten abhängt, gleichgültig ob, wie wir oben (S. 22) vorbehaltlich angenommen haben, die Geschwindigkeit zwischen beiden Puncten in gleicher Richtung stets zunimmt, oder ob die Geschwindigkeiten in den einzelnen Theilen der Muskelsubstanz in der regellosesten Weise wachsen und abnehmen. Denn im letzteren Falle können wir uns den Muskel in viele kleine Stücke zerlegt denken, in deren jedem die Spaltungsgeschwindigkeit in einer Richtung in constantem Sinne wächst, und welche sich mit Puncten gleicher Spaltungsgeschwindigkeit berühren. Das Resultat ist dann, wie aus obiger Betrachtung hervorgeht, dass nur die Spaltungsgeschwindigkeit an den beiden abgeleiteten Puncten für den Strom maassgebend ist.

Liegen dagegen mehrere Muskeln oder Muskelstücke aneinander, hat man also keine Continuität von Muskelsubstanz, dann entsteht selbstverständlich eine wirkliche Summation der einzelnen Muskelströme; es entsteht eine Muskelsäule, deren Gesammtstrom durchaus nicht bloss von den Spaltungsgeschwindigkeiten an den beiden zum Galvanometer abgeleiteten Puncten, sondern auch von den Geschwindigkeiten an den Puncten, mit denen sich die Muskeln berühren, abhängt.

Solche Muskelsäulen complicirter Natur bilden nun die Gliedmaassen der Thiere und man erhält, wie bekannt, durch Ableitung von zwei Puncten derselben Summationsströme, deren Stärke und

Richtung sich im Allgemeinen schwer vorausberechnen lässt.*) Weiter unten werde ich nochmals auf diese Muskelketten zurückkommen (S. 35).

Gehen wir nun zur negativen Stromesschwankung über. Dieselbe steht mit unserer Theorie im vollkommensten Einklange. Während der Contraction, die wir uns zunächst, der Einfachheit halber, gleichzeitig alle Theile des Muskels ergreifend denken, ist nach dem im Eingange Gesagten im ganzen Muskel eine Beschleunigung des Spaltungsprocesses vorhanden. In den bereits erstarrten Theilen des Muskels fehlt diese Beschleunigung. In den übrigen ist sie um so geringer, je grösser ihre Spaltungsgeschwindigkeit bereits in der Ruhe ist. Wir werden sehen, dass dieser einfache Satz, dessen Sinn erst im 2. Abschnitt dieser Schrift erörtert werden wird, zur Erklärung aller Erscheinungen genügt.

Denken wir uns also von zwei Puncten ungleicher Spaltungsgeschwindigkeit zum Galvanometer abgeleitet (die Geschwindigkeiten seien a und a' $[a > a']$, das Maass für den Strom also $a - a'$), und nun den Muskel gereizt, so erhält die Spaltungsgeschwindigkeit an allen Puncten einen Zuwachs v, der aber bei dem Puncte mit grösserer ursprünglicher Spaltungsgeschwindigkeit kleiner ist, als am anderen. $(v < v')$. Der Strom im Augenblick der Contraction hat also den Werth $(a + v) - (a' + v')$. Man sieht leicht, dass der Strom unter allen Umständen geschwächt werden muss, da stets $v < v'$. Er wird Null werden, wenn $v' - v = a - a'$, d. h. wenn der Zuwachs die bisherigen Unterschiede in der Spaltungsgeschwindigkeit gerade ausgleicht, er wird endlich sein Vorzeichen umkehren, wenn $v' - v > a - a'$, d. h. wenn die Beschleunigung der Spaltungsgeschwindigkeit durch den Reiz im Innern des Muskels so gross ist im Vergleich zu der in den Schichten am Querschnitt, dass das Muskelinnere momentan selbst rascher sich spaltet als die dem künstlichen Querschnitt zunächst liegenden Schichten. Welcher von diesen möglichen Fällen eintritt, und ob sie vielleicht alle unter verschiedenen Umständen stattfinden

*) Bei einem intacten Schenkel ist es höchst wahrscheinlich, dass die Puncte mit welchen sich die Muskeln berühren, gleiche Sp.-Geschw. haben, daher die Berechtigung des S. 27 extr. von den Schenkelströmen Gesagten.

(z. B. bei verschiedenen Reizstärken), ist bekanntlich noch nicht festgestellt. Man sieht aber, dass die Untersuchung des Werthes, bis zu welchem der Muskelstrom bei seiner negativen Schwankung sinkt, ein Mittel bietet zur Feststellung der Abhängigkeit der Beschleunigung von der Geschwindigkeit in der Ruhe.

Es ist bei allen diesen Erörterungen streng festzuhalten, dass es nur auf die Geschwindigkeit der Spaltung, d. h. auf die Steilheit ihrer Curve ankommt, durchaus nicht etwa auf die Dauer des Vorganges, oder auf die Menge der gebildeten Producte. Dies zu veranschaulichen diene Fig. 4, in welcher die Linien *af* und *af'* den

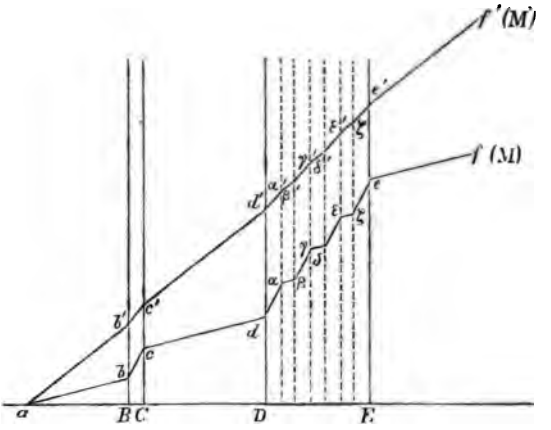


Fig. 4.

zeitlichen Verlauf der Spaltung in zwei abgeleiteten Puncten *M* und *M'* darstellen; der Punct *M'* (dessen Spaltungsverlauf *af'* andeutet) liege in der Nähe eines künstlichen Querschnitts. Die Zeiten *aB*, *CD*, *EF* entsprechen der Muskelruhe: die unter einander parallelen Curvenstücke *ab*, *cd*, *ef* sind weniger steil, als die Stücke *ab'*, *c'd'*, *e'f'*; der Punct *M'* verhält sich also negativ gegen *M* und zwar um soviel wie der Unterschied in der Steilheit beträgt, Die Zeit *BC* entspricht ferner einer Zuckung. Die Geschwindigkeit der Spaltung ist in beiden Puncten momentan erhöht (*bc* steiler als *ab*, *b'c'* steiler als *ab'*), aber in *M'* weniger als in *M*; in der Figur ist nun der Zu-

wachs so angenommen, dass er den ursprünglichen Unterschied übercompensirt, so dass bc steiler ist als $b'c'$, der Strom also sich umkehrt. Die Zeit DE endlich ist die des Tetanus, wo ganz dieselben Verhältnisse sich in den treppenförmigen Curvenstücken de und $d'e'$ zeigen. Die Stücke, welche den Einzelcontractionen entsprechen ($d\alpha$, $d'\alpha'$; $\beta\gamma$, $\beta'\gamma'$, u. s. w.), sind parallel den entsprechenden Stücken der einzelnen Zuckung (bc, $b'c'$); ihnen entspricht also genau dieselbe Stromesschwankung wie der Zuckung; die Pausenstücke ($\alpha\beta$, $\alpha'\beta'$, u. s. w.) sind parallel den Ruhecurven (ab, ab'). Das Gesammtresultat des Tetanus ist also eine Stromverminderung, von demselben Werthe wie bei der Contraction, nur von längerer Dauer.

Natürlich ist es für die negative Schwankung völlig gleichgültig, ob der Strom vom künstlichen Querschnitt und Längsschnitt, oder von zwei andern Muskelpuncten, oder vom unverletzten Muskel abgeleitet ist. Stets wird sich der vorhandene Strom (i. e. Unterschied in der Spaltungsgeschwindigkeit) vermindern müssen, und zwar (gleichen Thätigkeitsgrad vorausgesetzt) im Allgemeinen um eine Grösse, die mit seiner ursprünglichen Grösse zu- und abnimmt. In der That ist nach du Bois-Reymond die Grösse der negativen Schwankung in einem um den Muskel herumgeführten leitenden Bogen dem ruhenden Strom in diesem Bogen proportional, so dass bei unwirksamer Anordnung auch die Schwankung gleich Null wird*), d. h. auf zwei Puncte gleicher Spaltungsgeschwindigkeit hat die Contraction gleichen beschleunigenden Einfluss.

Es ist von Interesse die Abhängigkeit der Spaltungsbeschleunigung von der in der Ruhe bereits vorhandenen Spaltungsgeschwindigkeit festzustellen, soweit es mit Hülfe des eben erwähnten du Bois'schen Gesetzes möglich ist. (Ohne Weiteres würde sich diese Frage natürlich erledigen, wenn der Muskelstrom bei der Contraction einfach Null würde; das würde heissen: die Spaltungsbeschleunigung ist so beschaffen, dass alle Puncte des Muskels, gleichgültig welche Spaltungsgeschwindigkeit sie in der Ruhe haben, auf eine gleiche Geschwindigkeit

*) Untersuchungen II. 1. S. 86.

gebracht werden.) Zu diesem Behufe nennen wir a und b die Spaltungsgeschwindigkeit der beiden abgeleiteten Puncte in der Ruhe, A und B dieselbe während der Thätigkeit; es ist dann $a - b$ der ruhende Strom; $A - B$ der Strom während der Thätigkeit; nach dem du Bois'schen Gesetz ist nun $A - B = n\,(a - b)$, worin n kleiner als $+ 1$ (ächter Bruch, Null oder negativ). Mit Auflösung der Klammer ergiebt sich

$$A - na = B - nb = C - nc = D - nd \ldots$$

Setzt man $A - na = Z$, so ist $A = Z + na$, $B = Z + nb$ u. s. w. Z ergiebt sich aber, wenn man $a = 0$ setzt, es ist dann $= A$, d. h. Z ist die Spaltungsgeschwindigkeit, welche die Thätigkeit einer Muskelstelle ertheilen würde, welche in der Ruhe gar nicht sich spaltet (etwa das Innere eines abgekühlten aber erregbaren Muskels). Nennt man nun wie oben 0, a, b, c die Spaltungsgeschwindigkeiten verschiedener ruhender Muskelpuncte, und Z_0, Z_a, Z_b den Zuwachs an Geschwindigkeit den dieselben durch die Thätigkeit erhalten ($Z_a = A - a$; $Z_b = B - b$; u. s. w.), so ist

$$\begin{aligned} Z_0 &= Z \\ Z_a &= Z + (n-1)\,a \\ Z_b &= Z + (n-1)\,b \\ Z_c &= Z + (n-1)\,c, \text{ u. s. w.,} \end{aligned}$$

worin die Grösse $n - 1$ stets negativ ist (da $n < +1$). Hieraus erkennt man, in welchem Verhältniss der beschleunigende Einfluss der Thätigkeit sich dadurch vermindert dass schon in der Ruhe eine gewisse Spaltungsgeschwindigkeit herrscht. Die Bestimmung der Grössen Z und n in ihrer Abhängigkeit von der Stärke der Thätigkeit muss der Zukunft vorbehalten bleiben. Sollte der Muskelstrom bei der Thätigkeit einfach verschwinden, so wäre $n = 0$ ($Z_a = Z - a$, $Z_b = Z - b$, u. s. w., d. h. der Zuwachs ist um so viel kleiner, als die Geschwindigkeit in der Ruhe bereits beträgt, mit andern Worten bei der Thätigkeit nehmen alle Theile gleich grosse Geschwindigkeit Z an), und es wäre dann nur die Abhängigkeit der Grösse Z von der Stärke der Thätigkeit zu ermitteln. Die Frage nach der unteren

Grenze der negativen Schwankung ist also zuerst zu erledigen, ehe auf dem hier in Rede stehenden Gebiet ein Fortschritt möglich ist.

Betrachten wir nun noch die negative Schwankung in Muskelketten. Nehmen alle Muskeln einer Kette in gleichem Grade an der Contraction Theil, so wird natürlich der Summationsstrom genau dieselbe Schwankung machen, als wenn die beiden abgeleiteten Puncte an einem und demselben Muskel lägen. Denn wenn drei Muskeln mit Puncten von den Geschwindigkeiten a, b; c, d; e, f, in Frage kommen, wobei a und f mit dem Galvanometer, b mit c und d mit e verbunden sind, so ist

der ruhende Gesammtstrom $= a - b + c - d + e - f = R$,

der Strom während d. Contraction $= A - B + C - D + E - F = T$.

Da nun nach unsrer Voraussetzung $A - B = n(a - b)$, $C - D = n(c - d)$, $E - F = n(e - f)$, so ist auch $T = n \cdot R$, ganz wie an einem einzelnen Muskel; ist $R = 0$, so ist auch $T = 0$.

Wenn aber in einer Muskelkette die einzelnen Muskeln in ungleichem Grade thätig werden, oder einzelne derselben gar nicht, so lässt sich das Resultat nicht mit derselben Einfachheit ausdrücken. Es ist z. B. klar, dass wenn eine Muskelkette keinen Strom giebt, in der negativen Schwankung ein Strom entstehen kann; denn wenn $a - b + c - d + e - f = 0$ ist, so kann $n(a - b) + r(c - d) + s(e - f)$ einen beliebigen positiven oder negativen Werth haben. Jeder Muskel der Kette aber, welcher mit unwirksamer Anordnung eingeschaltet ist ($a - b = 0$), hat offenbar durch seine Thätigkeit keinen Einfluss auf den Gesammtstrom, da sein Strom unter allen Umständen $= 0$ bleibt.

Man sieht also, wie complicirte Verhältnisse die negative Stromesschwankung ganzer Gliedmaassen bietet.

Hier ist der Ort einzuschalten, dass bei partieller Beschleunigung der Erstarrung durch äussere Einflüsse die Muskelketten sich einfacher verhalten (wovon bereits oben Seite 8 Anwendung gemacht ist). Taucht man z. B. eine Gliedmaasse zum Theil in warmes Wasser, so werden (der primäre Strom compensirt gedacht) sämmtliche eingetauchten Puncte sich negativ gegen andere verhalten, da Hunderttausend gegen Eins zu wetten ist, dass die Gränze der Spaltungs-

beschleunigung nicht (wie bei partiellen Contractionen) an die Gränze zweier Muskel, sondern in die Continuität von Muskeln hineinfällt.

Bei der bisherigen Betrachtung ist (vgl. oben Seite 31) der Einfachheit halber angenommen worden, dass alle Theile des Muskels gleichzeitig von der Thätigkeit ergriffen werden; bei indirecter Muskelreizung trifft dies aber in Wirklichkeit bekanntlich nicht zu, sondern die Contraction läuft, wie namentlich aus Kühne's, Aeby's und v. Bezold's Untersuchungen hervorgeht, wellenförmig von der Eintrittsstelle des Nerven durch den Muskel ab. Dasselbe hat man sich natürlich auch für den Tetanus vorzustellen, in welchem jeder Impuls vom Nerven nach den Muskelenden fortgeleitet wird. Es ist hiernach denkbar, dass Theile in welchen die Spaltungsbeschleunigung bereits besteht sich vorübergehend negativ verhalten gegen solche in welchen sie noch nicht angelangt ist, dass es mit anderen Worten auch Stromesschwankungen giebt durch ungleichzeitige Spaltungsbeschleunigung, nicht bloss durch ungleichgradige; hierdurch würden natürlich auch in unwirksamer Anordnung und in parelectronomisch stromlosen Muskeln Stromesschwankungen eintreten können (welche in der That existiren*)). Vor der Hand jedoch wird es gerathen sein, von der Erledigung dieser Frage abzustehen, bis die dazu nothwendigen Daten über den zeitlichen Verlauf der Stromesschwankungen vorliegen, welche aus der Fortsetzung der Bernstein'schen Untersuchungen zu erwarten sind.

---

6. Anwendung auf den Nerven.

Nervenstrom. Negative Schwankung. Electrotonus.

Unsre Erklärung der electromotorischen Erscheinungen am Muskel würde sehr mangelhaft sein, wenn sie nicht auch für den Nerven anwendbar wäre, dessen electromotorische Eigenschaften ja in so vielen Puncten mit denen des Muskels übereinstimmen. In der That aber hat eine solche Uebertragung nicht die mindesten Schwierigkeiten,

*) du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 2. S. 142 ff.

ja die Folge wird lehren, dass die Uebertragung auf den Nerven nicht bloss neue Handhaben für die Richtigkeit der gegebenen Anschauungen beibringt, sondern auch den Ausgangspunct für eine sehr fruchtbare weitere Verwerthung derselben bildet.

Zur Uebertragung auf den Nerven ist nichts weiter nöthig als dass auch dieser (vgl. S. 18) beim Absterben und bei der Thätigkeit eine mit Säurebildung verbundene Spaltung erleide. Eine Säuerung ist nun in der That nach den Untersuchungen von Funke mit beiden Processen verbunden, und ich habe nur schon hier dieser Feststellung die erst im dritten Theil dieser Arbeit näher zu begründende Hypothese hinzuzufügen, dass auch im Nerven die Säuerung nur eine Theilerscheinung eines complicirteren, mit Sättigung stärkerer Affinitäten verbundenen Spaltungsprocesses ist, um die Analogie der im 4. Paragraphen besprochenen Ströme auch für die Erklärung der Nervenströme zu verwenden.

Aus der Säuerung beim Absterben vom Querschnitt her, und aus der Säuerung bei der Thätigkeit ergiebt sich nun auch hier die Negativität jeder dem Querschnitt näheren Nervenstelle und des Querschnitts selbst, gegen jede dem Innern nähere Stelle, ferner die negative Schwankung bei der Thätigkeit. Ich verweise in Bezug auf beides, um Wiederholungen zu vermeiden, lediglich auf die ohne Weiteres übertragbaren früheren Erörterungen.*) Dass das Anlegen eines künstlichen Querschnitts tief in den Nerven hinein die Substanz verändert, wird hier noch besonders erwiesen durch die physiologische Erfahrung, dass die mit dem Absterben verbundenen Erregbarkeitsveränderungen an jeder Nervenstelle durch die Anlegung eines Querschnitts beschleunigt werden (Rosenthal).

Ich wende mich also sofort zu den electrotonischen Erscheinungen. Es ist über allen Zweifel bereits durch du Bois-Reymond's Versuche festgestellt, und noch neuerdings durch Bernstein mittels des Einflusses des Electrotonus auf die negative Schwan-

*) Auch die Umkehrungen des Stromes durch heisses Wasser, und die vorübergehenden durch Misshandlung der Nerven (du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 287, 550 ff.) erklären sich ohne Weiteres.

kung bestätigt, dass der Electrotonus nicht etwa auf Stromesschleifen des polarisirenden Stromes beruht, sondern die Folge physiologischer Veränderungen der Nervensubstanz durch den polarisirenden Strom ist.

In unsere Anschauungsweise übersetzt lautet nun das du Bois'sche Gesetz des Electrotonus für sämmtliche denkbaren Fälle: Der polarisirende Strom beschleunigt jenseits der Electroden die Spaltung in der catelectrotonisirten, und verlangsamt sie in der anelectrotonisirten Strecke. Diese Einflüsse nehmen mit zunehmender Entfernung von den Electroden ab.

Ich will zuerst die Anwendung dieses Satzes auf die einzelnen Fälle zeigen, wobei sich herausstellen wird, dass die Resultate dieselben sind, wie nach dem du Bois'schen Gesetz, welches bekanntlich lautet: Der polarisirende Strom ertheilt dem Nervenstrom an jeder Stelle einen Zuwachs (im arithmetischen Sinne), welcher dem polarisirenden Strome gleichgerichtet ist, u. s. w.

Es sei erstens (Fig. 5) die durchflossene Strecke P in der Mitte

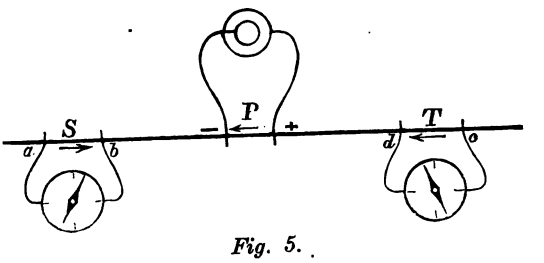


Fig. 5.

des Nerven, und bei S und T der Nervenstrom abgeleitet. Nach dem du Bois'schen Gesetz ist dann der Nervenstrom bei T verstärkt, bei S geschwächt. Nach unserer Anschauung mögen die Buchstaben a, b, d, c die Spaltungsgeschwindigkeiten an den abgeleiteten Puncten bedeuten. Es ist dann ($a > b$, $c > d$) $a - b$ der Strom bei S, $c - d$ der Strom bei T. Nach unserem Gesetz ist nun in der catelectrotonisirten Strecke (S) an jedem Punct die Spaltung beschleunigt, der Zuwachs für b (b') ist aber wegen der grösseren Nähe des Pols

grösser als der Zuwachs für a (a'); da nun $b' > a'$, so ist der Strom im Electrotonus, nämlich $(a + a') - (b + b')$ kleiner als der ruhende Strom $a - b$. Der Strom nimmt also bei S an Stärke ab. Bei T ertheilt der Electrotonus den Puncten c und d verminderte Geschwindigkeiten; die Verminderung bei d (d') ist aber wegen der Nähe des Pols grösser als für c (c'); da nun $d' > c'$, so ist der Strom im Electrotonus, nämlich $(c - c') - (d - d')$ grösser als der ruhende Strom $c - d$. Der Strom nimmt also bei T an Stärke zu.

Zweitens sei (Fig. 6) der polarisirende Strom P am Ende; S

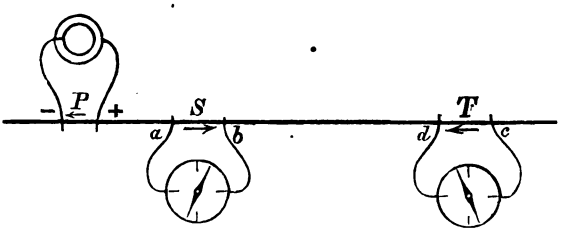


Fig. 6.

und P liegen an derselben Seite des Aequators, aber S sowohl als T in der anelectrotonisirten Strecke. Nach dem du Bois'schen Gesetz wird jetzt der Strom wiederum bei S verstärkt, bei T geschwächt. Nach unserer Anschauung erhalten die vier abgeleiteten Puncte a, b, d, c sämmtlich Verminderungen ihrer Geschwindigkeit (a', b', d', c'); da aber a dem Pol am nächsten liegt, so ist $a' > b > d' > c'$. Es ist nun offenbar der Strom bei S im Electrotonus $= (a - a') - (b - b')$, und da $a' > b'$, so ist der Strom schwächer als der ruhende Strom $a - b$, wie es das du Bois'sche Gesetz verlangt. Der Strom bei T im Electrotonus: $(c - c') - (d - d')$ ist dagegen, da $d' > c'$ stärker als der ruhende Strom $c - d$.

Auch der dritte Fall, wo bei gleicher Lage der polarisirende Strom umgekehrt ist, S und T in der catelectrotonisirten Strecke liegen, giebt, wie man leicht finden wird, dieselbe Uebereinstimmung mit dem du Bois'schen Gesetz.

Auf welche Weise der Strom die Geschwindigkeit des Spaltungs-

processes beeinflusst ist eine noch nicht zu erledigende Frage. Der am nächsten liegende Gedanke, die Anhäufung von Electrolyten an den Polen zu beschuldigen, ist von der Hand zu weisen, einmal weil die Erscheinungen auch ohne directe Application der metallischen Electroden an den Nerven auftreten, man also auf die schwache von du Bois-Reymond entdeckte „Polarisation an der Grenze ungleichartiger Electrolyte" angewiesen wäre, — zweitens weil der Electrotonus unmittelbar beim Schliessen des polarisirenden Stromes in voller Stärke vorhanden ist, drittens wegen des Ausbleibens des Electrotonus bei Unterbindung zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke. Es muss also eine tiefere Beziehung zwischen dem Strome und der Spaltungsgeschwindigkeit existiren. Es ist nun sehr bemerkenswerth dass die electrotonischen Erscheinungen im reciproken Verhältniss stehen zu dem umgekehrten bisher betrachteten Vorgang der Strombildung durch Verschiedenheiten der Spaltungsgeschwindigkeit. Während bei diesem Vorgang ein Strom circulirt von der in schnellerer zu der in langsamerer Spaltung begriffenen Stelle, so bewirkt hier umgekehrt der Strom, dass die Stelle, zu welcher er im Nerven geht, in schnellere Spaltung geräth als die von welcher er kommt. Dass dies Richtungsverhältniss das theoretisch zu erwartende ist, ergiebt sich unter andern aus einer einfachen Vergleichung der Erscheinungen mit den thermoëlectrischen. Man denke sich statt des Nerven einen Wismuthstab, und einen Strom mittels zweier angelegter Kupferdrähte durch eine Strecke des Stabes geleitet; bekanntlich erwärmt sich dann die Stelle der Anode, während die der Cathode sich abkühlt. Denkt man sich die Kette fort und erwärmt die Stelle der früheren Anode, so entsteht ein entgegengesetzt gerichteter Strom. In diesem Beispiel, wie in unserm Falle erzeugt der Strom Veränderungen, deren Vorhandensein umgekehrt einen Strom erzeugt, und zwar, wie es das Gesetz der Erhaltung der Kraft erfordert, einen dem ersteren entgegengesetzt gerichteten.

Diese Beziehung ist, wie mir scheint, eine neue Stütze für die Richtigkeit der hier aufgestellten Erklärung der electromotorischen Erscheinungen.

Für die intrapolare Strecke ergiebt sich aus der neuen Form des electrotonischen Gesetzes, dass die Spaltungsgeschwindigkeit von der Anode nach der Cathode hin beständig zunimmt; zwischen beiden muss ein Punct liegen, in welchem sie unverändert geblieben ist („Indifferenzpunct"). Der Nervenstrom würde also in der intrapolaren Strecke, falls eine Messung desselben denkbar wäre, einen Zuwachs im entgegengesetzten Sinne des polarisirenden Stromes zeigen, während nach der du Bois'schen Theorie dieser Zuwachs dem polarisirenden Strom gleich gerichtet sein müsste.*)

Wie nun die Einwirkung des Stromes auf die extrapolaren Strecken sich ausbreitet, auf welche eine directe Einwirkung des Stromes nachweisbar nicht stattfindet, ist eine schwierige Frage. Es handelt sich offenbar um eine physiologische Fortpflanzung — d. h. eine solche welche Continuitat des organischen Zusammenhangs verlangt — eines an den Electroden herrschenden Zustandes in die extrapolare Strecke hinein, und zwar in schnell mit der Entfernung abnehmender Weise. Diese Fortpflanzung ist für die Seite der Cathode leicht verständlich. Die Stelle der Cathode mit ihrer starken Spaltungsbeschleunigung muss sich für die catelectrotonisirte Strecke grade so verhalten wie ein künstlicher Querschnitt, welcher ja ebenfalls sofort bei seiner Anlegung tief in die Substanz hinein eine mit wachsender Entfernung abnehmende Spaltungsbeschleunigung hervorbringt; nur dass wir uns die Wirksamkeit der Cathode stärker als die eines Querschnitts vorzustellen haben. Dagegen für die anelectrotonisirte Strecke erhebt sich eine unverkennbare Schwierigkeit, die einzige, welche meiner Anschauungsweise anscheinend entgegensteht und deren unverhüllte Angabe daher um so strenger geboten ist. Wenn nämlich die Anode nur die Spaltungsgeschwindigkeit herabdrückt, so ist nicht abzusehen, wie eine solche Depression sich fortpflanzen soll, was wir nur von dem entgegengesetzten Processe, von der Spaltungsbeschleunigung nach unseren bisherigen Vorstellungen verstehen können.

*) Vgl. du Bois-Reymond, Untersuchungen II. 1. S. 327.

Ferner, nehmen wir einen Augenblick an, dass eine solche Fortpflanzung möglich sei, so könnte der dadurch, selbst in unmittelbarer Nähe der Anode, bewirkte Stromzuwachs nie grösser sein, als der stärkste ruhende Nervenstrom (zwischen Aequator und Querschnitt); denn die Spaltungsgeschwindigkeit kann an der Anode nicht tiefer sinken als auf Null. In Wahrheit aber kommen bei starken polarisirenden Strömen viel grössere Zuwachse vor, sowohl auf der anelectrotonisirten als auf der catelectrotonisirten Strecke, während wir nur die der letzteren bisher in beliebiger Grösse erklärlich finden können.

Man sieht, dass wir dieser Schwierigkeit nur dadurch entgehen können, dass wir uns vorstellen, auch die Anode habe eine Art positiver Wirksamkeit, welche sich durch eine Uebertragung ähnlicher Art wie die Spaltungsbeschleunigung fortpflanzen kann, und welche die von ihr ergriffene Substanz positiv macht; diese Wirksamkeit muss in irgendwelcher Weise der Spaltungsbeschleunigung entgegengesetzt und kann doch nicht blosse Spaltungsverlangsamung sein.

Mancher wird diese Schwierigkeit für so gross halten, dass sie ihm die ganzen hier aufgestellten Anschauungen umzustossen scheint. Ich selbst jedoch halte die letzteren für anderweitig zu gut begründet, als dass ich in jener Schwierigkeit etwas anderes sehen sollte, als einen Anknüpfungspunct für die künftige Auffindung eines weiteren wichtigen Zusatzes zu den hier gewonnenen Sätzen. Ich will nur die Vermuthung andeuten, dass hier der dem Spaltungsprocess gewissermaassen gegenüberstehende synthetische Restitutionsprocess eine Rolle spielt.*) Ich enthalte mich jeder weiteren hypothetischen

*) Vgl meine „Untersuchungen etc." S. 92 etc. Die Uebertragung dieser Theorie auf den Nerven s. daselbst S. 98 und unten im 3. Abschnitt. Die hier gemachte Andeutung würde die bisherigen Sätze dahin erweitern dass die in oxydativer Synthese begriffene Substanz sich positiv verhält gegen solche, welche in demselben, aber langsameren Process, oder in Spaltung begriffen ist. Der Sachverhalt liesse sich dann auch dahin ausdrücken, dass Vermehrung des Vorraths an dem spaltungsfähigen Körper die Substanz positiv electrisch, Verminderung sie negativ macht, beides um so stärker, je geschwinder die Veränderung ist. Drücken wir den ersteren Vorgang dadurch aus, dass die Spaltungsgeschwindigkeit unter Null sinkt

Ausführung, da ich mit diesem Hinweise nur andeuten will, dass die uns erwachsene Schwierigkeit nicht absolut unüberwindlich scheint. —

Ein auf den Muskel applicirter Strom müsste nach dem S. 40 Gesagten zwischen den Electroden einen ähnlichen Einfluss ausüben wie beim Nerven; warum derselbe sich hier nicht wie beim Nerven, auf die extrapolaren Strecken ausbreitet, ist noch unaufgeklärt, wie auch die Moleculartheorie das Fehlen des (extrapolaren) Electrotonus beim Muskel nicht zu erklären vermag.

(negativ wird), so können wir in den folgenden Erörterungen dabei bleiben, dass die Spaltungsgeschwindigkeit in der anelectrotonisirten Strecke herabgesetzt wird, was für die Darstellung grosse Vortheile hat.

ZWEITER ABSCHNITT.

Verwerthung der gewonnenen Resultate für die allgemeine Muskel- und Nervenphysiologie.

Auf Grund der hier aufgestellten Erklärung der electromotorischen Erscheinungen eröffnet sich eine überraschend fruchtbare Reihe von Folgerungen, welche wie ich glaube in das Wesen der Muskel- und Nerventhätigkeit einen tiefen Blick zu werfen gestattet. Schwerlich ist es mir in der Zeit, seit ich auf dem erörterten Standpuncte stehe, schon gelungen alle bereits jetzt greifbaren Verwendungen zu überblicken. Das Folgende ist daher nur als der Anfang dieser hoffentlich noch viel weiter ausdehnbaren Folgerungen zu betrachten.

1. Folgerungen betreffend das Wesen der Nerventhätigkeit.

Ich beginne mit der neuen Form des electrotonischen Gesetzes, welches wir durch Uebersetzung des du Bois'schen Gesetzes in unsere Anschauungsweise gewonnen haben (S. 38). Nach demselben ist die Spaltungsgeschwindigkeit in der anelectrotonisirten Strecke vermindert, in der catelectrotonisirten erhöht, beides am stärksten in der Nähe.

der Pole.*) Jedem wird sofort die Aehnlichkeit dieses Satzes mit dem Pflüger'schen Erregbarkeitsgesetze in die Augen gesprungen sein, nach welchem, gleichfalls am stärksten in der Nähe der Pole, die Erregbarkeit der anelectrotonisirten Strecke vermindert, die der catelectrotonisirten erhöht ist.

Der polarisirende Strom wirkt also an jeder Nervenstelle auf die Geschwindigkeit des Spaltungsprocesses und auf die Erregbarkeit in gleichem Sinne.

Hieraus ergiebt sich sofort ein weiterer Schluss betreffend das Wesen der Nervenerregung, welche nach dem Pflüger'schen Erregungsgesetz eintritt im Augenblick der Entwicklung des Catelectrotonus, und im Augenblick des Aufhörens des Anelectrotonus, also in unsre Ausdrucksweise übersetzt, im Augenblick einer plötzlichen Beschleunigung des chemischen Processes, denn nichts anderes ist sowohl der Eintritt des Catelectrotonus als das Aufhören des Anelectrotonus (Aufhören der Verlangsamung = Beschleunigung).

Dieses Resultat ist nun gleichsam die Probe auf unser Rechenexempel. Entweder nämlich man hält es a priori für ausgemacht, dass erregter Zustand nichts ist als schnellerer chemischer Process, also Erregung nichts als der Act der Beschleunigung; — dann muss unsre Anschauung von der Ursache der electromotorischen Erscheinungen die richtige sein, da sie in ihren Consequenzen auf diese anerkannte Wahrheit führt. Hält man aber den genannten Satz noch nicht für festgestellt, so werden sich beide, — der Satz und die Anschauung von der Ursache der electromotorischen Wirksamkeit, — durch ihre Wahrscheinlichkeit gegenseitig unterstützen.

Wir sind also jetzt zu folgenden Sätzen gelangt, welche den Ausgangspunct weiterer Betrachtungen bilden werden:

---

*) Ich behalte vorläufig, auf das S. 42 Anm. Gesagte mich beziehend, auch für den Anelectrotonus den im letzten Paragraphen des vorigen Capitels gewonnenen Ausdruck des electrotonischen Gesetzes bei, bemerke jedoch nochmals ausdrücklich, dass von weiteren Untersuchungen eine wesentlich modificirte Fassung für die anelectrotonisirte Strecke zu erwarten ist. Vgl. auch unten.

1. Die Erregbarkeit einer Nervenstelle hängt ab von der Geschwindigkeit des Spaltungsprocesses in derselben.

2. Die Erregung einer Nervenstelle beruht auf einer plötzlichen Beschleunigung des Spaltungsprocesses in derselben. Hieraus folgt unmittelbar:

3. Die Leitung der Erregung im Nerven beruht auf der Fortpflanzung einer plötzlichen Spaltungsbeschleunigung längs des Nerven.

Ehe wir zu weiteren Folgerungen aus diesen Sätzen schreiten, ist es nöthig daran zu denken, dass, da dieselben zunächst nur für motorische Nerven gelten, d. h. für Nerven, deren Erregtsein wir an Muskelcontractionen erkennen, möglicherweise die Gestaltung der Sätze wesentlich durch Eigenschaften des Muskels bedingt ist, und dieselben für den Nerven im Allgemeinen wesentlich anders lauten. Wir werden weiter unten hierauf zurückkommen.

Die nähere Betrachtung der angeführten Sätze ergiebt nun Folgendes:

Der Satz 1 erklärt zunächst auf überraschend einfache Weise die längst bekannte, aber bisher unverständliche Erscheinung, dass das Absterben des Nerven (und Muskels) zunächst die Erregbarkeit erhöht, und dass diese Erhöhung beim Nerven in der Nähe des Centrums und noch mehr in der Nähe eines angelegten Querschnitts früher erfolgt als weiter herab nach dem Muskel zu (Ritter-Valli-Rosenthal'sches Gesetz). Da nämlich (s. Abschn. 1.) das Anlegen eines Querschnittes an demselben die Spaltungsgeschwindigkeit beschleunigt, und diese Beschleunigung langsam in den Nerven hineinkriecht (worauf der ruhende Nervenstrom beruht), so ergiebt sich mit Hülfe des Satzes 1 einfach die zu erklärende Erscheinung zunächst für den Nerven mit künstlichem Querschnitt. Dass nun das Centralorgan denselben, wenn auch schwächeren Einfluss hat wie ein künstlicher Querschnitt, ist aus mehreren Gründen sehr wahrscheinlich: erstens verhält sich der obere Querschnitt eines ausgeschnittenen

Nerven gewöhnlich negativer als der untere; zweitens sind die Nerven auch während des Lebens an den dem Centralorgan näheren Stellen erregbarer.*)

Auf die Umstände, durch welche der Zusammenhang zwischen Spaltungsgeschwindigkeit und Erregbarkeit zu erklären ist, wird weiter unten eingegangen werden. Hier sei nur daran erinnert, dass dieser Satz nicht im Widerspruch steht mit dem andern, nach welchem die Spaltungsbeschleunigung bei der Reizung um so geringer ist, je grösser die Spaltungsgeschwindigkeit (S. 31); d. h. dass Spaltungsbeschleunigung und Effect der Erregung nicht identisch sind. (Näheres hierüber weiter unten.)

Vor dem zweiten der eben aufgestellten Sätze ist es nützlich, Satz 3 näher in's Auge zu fassen. Derselbe erinnert in seiner Fassung lebhaft an die oben (S. 4 f., 21) für den Muskel geschilderten und (Seite 37) auf den Nerven übertragenen Verhältnisse beim Absterben. Hier wie dort haben wir eine Fortpflanzung einer Spaltungsbeschleunigung von Schicht zu Schicht. Nichts hindert uns, beide Vorgänge für wesentlich gleichartig zu halten, d. h. für eine fermentartige Wirkung einer in beschleunigter Spaltung begriffenen Querschicht auf die nächste, in langsamerer Spaltung begriffene.

Jedoch besteht zwischen beiden Vorgängen ein wesentlicher Unterschied. Der Act der plötzlichen Spaltungsbeschleunigung pflanzt sich mit grosser Geschwindigkeit ungeschwächt (ja sogar nach Pflüger bei der Fortpflanzung sich verstärkend) durch den ganzen Nerven hindurch fort; während dauernde Veränderungen der Spaltungsgeschwindigkeit äusserst langsam im Nerven fortkriechen, indem sie sich unmittelbar nur der nächsten Nähe, und je weiter desto unvoll-

*) Diese Thatsache, welche neuerdings von Helmholtz und Baxt auch für den Menschen bestätigt worden ist (s. „Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den motorischen Nerven des Menschen." Berliner acad. Monatsberichte 1867. S. 228), bedarf also nicht mehr zu ihrer Erklärung der Pflüger'schen Annahme eines „lavinenartigen Anwachsens" der Erregung während der Leitung.

kommener, der Nachbarsubstanz mittheilen; für letzteres kann nicht allein das langsame Fortkriechen der Spaltungsbeschleunigung vom Querschnitt her, sondern noch besser der Vorgang bei Schliessung electrischer Ströme angeführt werden. Im Moment der Schliessung pflanzt sich die plötzliche Spaltungsbeschleunigung der catelectrotonisirten Strecke weithin mit grosser Geschwindigkeit durch den Nerven fort, ja selbst nach der andern Seite durch die anelectrotonisirte Strecke hindurch; unmittelbar darauf aber sehen wir, dass an allen Stellen des Nerven diese plötzliche Spaltungsbeschleunigung wieder vorübergegangen ist, dass die erreichte Geschwindigkeit dauernd fast nirgends erhalten bleibt und dass nun einfach die electrotonischen Zustände Platz greifen, d. h. eine erhöhte Geschwindigkeit jenseits der Cathode, eine verminderte jenseits der Anode. Diese Zustände können wir durch unsere experimentellen Hülfsmittel (Rheoscop und Erregbarkeitsprüfung) bekanntlich nur auf verhältnissmässig kurze Entfernungen von den Electroden und in einer mit zunehmender Entfernung schnell abnehmenden Intensität nachweisen, und nur gewisse unten zu erörternde Erscheinungen an den Sinnesnerven, von welchen es nicht ganz erwiesen ist, ob sie durch eine wirkliche physiologische Leitung oder durch unmittelbare Einwirkung des erregenden Stromes auf die Centra zu erklären seien,*) führen zu der Annahme, dass ein sehr geringer Einfluss sich auch weiterhin durch die ganze Länge des Nerven zu erstrecken vermag. Bei der Oeffnung des Stromes sehen wir dagegen wieder die plötzliche Spaltungsbeschleunigung der anelectrotonisirten Strecke sich mit grosser Geschwindigkeit ungeschwächt durch den

*) Man wird zugeben, dass die Erfahrungen am Menschen über Empfindungen durch constante Ströme der Revision bedürfen; denn soweit sie sensible Nerven im engeren Sinne betreffen (die Versuche mit Vesicatorflächen u. s. w.), sind sie vielleicht richtiger durch Einwirkung electrolytischer Producte auf die peripherischen Nervenenden zu erklären, als durch directe Wirkung auf die Nerven, und bei den Versuchen an höheren Sinnesnerven, wo dieser Einfluss eliminirt war (z. B. bei der Rosenthal'schen Form des Sulzer'schen Geschmacksversuches), ist stets der ganze Nerv direct durchflossen worden, so dass es vollkommen gerechtfertigt wäre, eine unmittelbare Einwirkung des Stromes bis zum Centralorgan anzunehmen.

ganzen Nerven, auch durch die catelectrotonisirte Strecke hindurch fortpflanzen.

Der Vorgang hat, wie schon bemerkt, in dem bei Anlegung eines Querschnitts erfolgenden die vollkommenste Analogie. Im Augenblick des Schneidens enorme Spaltungsbeschleunigung, rasch durch den ganzen Nerven sich fortpflanzend (Zuckung), gleich darauf bleibt nur in den dem Querschnitt nahe liegenden Schichten eine nach innen abnehmende Beschleunigung zurück; der Querschnitt entspricht also genau der Cathode.

Den Catelectrotonus und den ihm analogen Zustand am künstlichen Querschnitt finden wir unmittelbar nach der Schliessung vollkommen ausgebildet. Man darf aber nicht vergessen, dass demselben eine plötzliche Spaltungsbeschleunigung vorhergegangen ist, welche möglicherweise die momentane Entwicklung der dauernden Geschwindigkeitsvermehrung sehr begünstigt. Es fragt sich, ob, wenn man die Schliessungserregung vermeidet, d. h. wenn die intrapolare Strecke in den Strom „hineinschleicht", eine ebenso rasche extrapolare Ausbreitung des Catelectrotonus stattfindet. Die bisherige Angabe, dass der Catelectrotonus mit einer der Nervenleitung gleichen Geschwindigkeit sich ausbreite*), basirt auf Versuchen, in denen die Schliessung plötzlich erfolgte. Möglicherweise also besteht zwischen plötzlichen und langsamen Spaltungsbeschleunigungen nicht bloss der Unterschied, dass letztere weniger weit und vollkommen, sondern auch der, dass sie langsamer sich ausbreiten.

In Bezug auf den Anelectrotonus ist bekanntlich der merkwürdige Umstand festgestellt, dass sein electromotorischer Ausdruck momentan nach der Schliessung nachzuweisen ist, die Erregbarkeitsverminderung dagegen sehr langsam sich entwickelt.**) Die schon (S. 41) angedeutete Complicirtheit der anelectrotonischen Erscheinungen im Vergleich mit den catelectrotonischen zeigt sich also auch hier, und

*) Vgl. Helmholtz, Berliner acad. Monatsberichte 1854. S. 330. — Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. Berlin 1859. S. 265.

**) Vgl. Pflüger, Electrotonus S. 319, 390.

[redacted]

und überhaupt bei jedem plötzlichen Einfluss, die negative Schwankung des Nervenstroms verursacht, sowohl durch die ungleichgradige Theilnahme an der Beschleunigung wegen verschiedener Ruhegeschwindigkeit (vgl. S. 31 f.), als auch vielleicht durch ungleichzeitiges Anlangen der Beschleunigung an den Ableitungspuncten (vgl. S. 36). Durch ersteres erklärt sich sofort die Beobachtung Bernstein's*) dass auch der electrotonische Stromzuwachs an der negativen Schwankung theilnimmt, denn das S. 31 ausgesprochene Gesetz bleibt bestehen, mag die Verschiedenheit der in der Ruhe an beiden Ableitungspuncten herrschenden Spaltungsgeschwindigkeit wie gewöhnlich von der Anwesenheit eines Querschnitts, oder von Electrotonus (z. B. von der Anwesenheit einer Cathode), oder auch von beiden Einflüssen zusammen herrühren.

Die grosse Flüchtigkeit der vorübergehenden Spaltungsbeschleunigung zeigt sich unter anderm auch darin, dass die durch dieselbe bewirkte negative Stromesschwankung nicht allein nicht hinreicht die Multiplicatornadel zu bewegen, sondern nicht einmal dazu eine secundäre Zuckung zu bewirken, was doch die negative Schwankung des Muskelstromes vermag. (Bekanntlich wirken nach neueren Erfahrungen [Fick, Neumann] sehr kurzdauernde Ströme nicht erregend, wenn sie sehr schwach oder die Erregbarkeit sehr gering ist.) Secundäre Zuckung vom Nerven aus tritt daher nur ein, wenn an den abgeleiteten Puncten die entstandene Geschwindigkeitsveränderung ganz oder theilweise bestehen bleibt, d. h. wenn sie im Bereiche des Electrotonus liegen, so dass also nur das Entstehen und Vergehen electrotonischer Zustände in den abgeleiteten Puncten, secundäre Zuckung bewirken kann. Dagegen ist vielleicht von der starken negativen Schwankung starker electrotonischer Zuwachse (s. oben), secundäre Zuckung zu erwarten, welche dann also unter Umständen auch durch mechanische oder chemische Reizung hervorzurufen wäre.

---

*) Untersuchungen über die Natur des electrotonischen Zustandes und der negativen Schwankung des Nervenstroms. Erster Artikel. Reichert & du Bois' Archiv 1866. S. 614 ff.

Bei Satz 2, zu welchem wir nunmehr übergehen können, ist zu berücksichtigen, dass sensible Nerven auch durch constante Ströme dauernd erregt werden,*) dass aber, da man die physiologische Identität motorischer und sensibler Fasern als sicher festgestellt ansehen darf, der Unterschied im Verhalten beider auf Eigenschaften der Endorgane, in denen der Erfolg der Reizung sich kundgiebt, zu beziehen ist. In der That wird sich unten für den Muskel der Grund ergeben, weshalb nur plötzliche Spaltungsbeschleunigungen ihn erregen können. Für den Nerven im Allgemeinen ist also Satz 2 zu eng gefasst.

Nach den Erfahrungen an sensiblen Nerven wirkt nun jeder, gleichviel wie gerichtete constante Strom erregend; der Unterschied in der Richtung äussert sich bei den höheren Sinnesnerven durch höchst merkwürdige, bisher unerklärte Unterschiede in den Empfindungen (vgl. die Erscheinungen des electrischen Geschmacks und der electrischen Gesichtswahrnehmungen). Halten wir nun fest, dass jeder constante Strom vor sich die Spaltungsgeschwindigkeit vermehrt, hinter sich sie verlangsamt, so ergiebt sich, dass der sensible Nerv schon dann erregt ist, wenn seine Spaltungsgeschwindigkeit eine andere ist, als im gewöhnlichen Zustande, sei sie nun vermehrt oder vermindert. Der „gewöhnliche“ (statische) Zustand, welcher nicht empfunden wird, ist offenbar bestimmt durch Gewöhnung des empfindenden Centralorgans; den Erregungszustand durch beschleunigte Spaltung will ich der Kürze halber als „hyperstatische“, den durch verlangsamte Spaltung als „hypostatische“ Erregung bezeichnen.

Der eben besprochene Satz gestattet nun zwei weitere Folgerungen: Einmal — und auf diesen Punct näher einzugehen ist hier nicht der Ort — wird es durch die beiden Arten des erregten Zustandes erklärlich, dass auch das empfindende Centralorgan in zwei

*) Trotz der S. 48 Anm. geäusserten Bedenken halten wir vor der Hand diesen Satz fest, da die folgenden Betrachtungen im Wesentlichen auch dann bestehen bleiben, wenn die Erfahrungen an den höheren Sinnesnerven auf einer blossen directen Wirkung auf die Centralorgane beruhen sollten, was sehr unwahrscheinlich ist.

verschiedene Arten von Erregung gerathen kann, eine hyperstatische und eine hypostatische (so würde z. B. die hyperstatische Erregung des Geschmackscentrums sich als saurer, die hypostatische als alkalischer Geschmack äussern).*)

Viel wichtiger für den Gang unserer Betrachtung ist die zweite Folgerung, dass nämlich vermehrte Spaltungsgeschwindigkeit nach Satz 1 soviel ist wie erhöhte Erregbarkeit, nach dem eben Gesagten aber soviel wie Erregung. Hieraus folgt für den sensiblen Nerven unmittelbar, dass man die Erregbarkeit ansehen kann als einen (latenten) Erregungszustand, zu dem sich der durch einen Reiz gesetzte Erregungszustand summirt. Wir sind so zu einem Satze geführt worden, welcher für motorische Nerven schon früher ausgesprochen worden ist, meines Wissens zuerst von Setschenow und Paschutin**), während gleichzeitig Grünhagen gerade im Gegentheil Summation von Erregungen streng von dem Einfluss der Erregbarkeit auf die Erregung gesondert wissen will.***)

Bleiben wir zunächst noch einen Augenblick bei den sensiblen Nerven stehen, deren Erfolgsorgane die Eigenschaft haben, auch die Verminderung ihrer Spaltungsgeschwindigkeit durch Empfindungen anzuzeigen, so ergiebt sich sofort, dass der eben ausgesprochene Satz hiermit nicht im Widerspruch steht. Für diese wäre in der That verminderte Spaltungsgeschwindigkeit unter Umständen soviel wie erhöhte Erregbarkeit: nämlich bei hypostatischen Erregungen; hier summiren sich einfach beide Verminderungen und geben also eine verstärkte hypostatische Erregung. Für hyperstatische Erregungen dagegen bedeutet das Bestehen verminderter Spaltungsgeschwindigkeit verminderte Erregbarkeit, weil die algebraische Summation hier zur Subtraction wird. Die Erscheinungen des Electrotonus müssen

---

*) Eine einfache Ueberlegung zeigt, dass diese Erklärung mit der Young-Helmholtz'schen Theorie keineswegs im Widerspruch steht.

**) Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865. S. 92.

***) Bemerkungen über die Summation von Erregungen in der Nervenfaser. Henle & Pfeufer's Zeitschrift. 3. Reihe. XXVI. S. 190. (1865.)

sich also für sensible Nerven nothwendig complicirter gestalten als für motorische*).

Ob wir nun, zu den motorischen Nerven übergehend, auch diesen einen Erregungszustand durch veränderte Spaltungsgeschwindigkeit zuschreiben dürfen, ist, wie man leicht findet, mehr eine Ausdrucks- als eine sachliche Frage. Dass schwache Erregungen, welche für sich keine oder eine kaum merkliche Contraction hervorbringen, die Wirkung hinzukommender Reize verstärken, dafür kann ausser den Versuchen von Grünhagen (a. a. O.) vielleicht auch das in Ludwig's Laboratorium von E. Cyon gewonnene Resultat angeführt werden, dass die Erregbarkeit der vorderen Spinalwurzeln herabgesetzt wird, sobald die hinteren durchschnitten werden**), dass also letztere reflectorisch die Erregbarkeit der ersteren erhöhen; übersetzt man dies dahin, dass sie dieselben reflectorisch schwach erregen, so stimmt es sehr gut zu dem Brondgeest'schen Reflextonus (der Flexoren). Es hat aber keine Vortheile, jede Erregbarkeitserhöhung als eine latente Erregung zu bezeichnen. Wir bleiben also für den motorischen Nerven am besten bei dem Satze stehen, dass derselbe durch dauernde Veränderungen seiner Spaltungsgeschwindigkeit im Allgemeinen nicht erregt wird. Ob die tetanisirende Wirkung schwacher constanter Ströme auf der dauernden Spaltungsbeschleunigung der catelectrotonisirten Strecke beruht, oder ob hier andere Umstände mitwirken, ist eine noch nicht zu erledigende Frage. Gegen die Parallelisirung dieser Wirkung mit der auf sensible Nerven (Pflüger) scheint Manches zu sprechen, besonders dass letztere mit der Stromstärke beständig wächst, und dass hier das Erfolgsorgan demselben Einfluss zugänglich ist, während der Muskel durch direct applicirte constante Ströme nicht tetanisirt werden kann.

---

*) Eine Andeutung dieser Complicirtheit findet sich in der unter Pflüger's Leitung unternommenen Untersuchung von Zurhelle: De nervorum sensitivorum irritabilitate in statu electrotoni. Dissertatio inauguralis. Berolini 1864.

**) Ueber den Einfluss der hinteren Nervenwurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen. Berichte der sächsischen Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1865. S. 85.

Mit Berücksichtigung aller dieser Puncte würde also Satz 2, für alle Nervengattungen verallgemeinert, sich folgendermassen gestalten; Veränderungen der Spaltungsgeschwindigkeit des Nerven sind für gewisse mit dem Nerven verbundene Organe mit einer nachweisbaren Veränderung (Erregung) verbunden; für andere führen nur plötzliche Spaltungsbeschleunigungen eine Erregung herbei, während dauernde Veränderungen der Geschwindigkeit eine latente Veränderung hervorbringen. Für die Organe der ersteren Art summiren sich zwei gleichzeitige Geschwindigkeitsveränderungen algebraisch; für die der zweiten Art ist der Effect der plötzlichen Spaltungsbeschleunigung grösser, wenn die Geschwindigkeit der Spaltung gleichzeitig dauernd erhöht, geringer, wenn sie dauernd vermindert ist.

Es bleibt nun noch übrig, sich eine Vorstellung davon zu bilden, auf welche Weise dauernde Geschwindigkeitsveränderungen den Effect einer plötzlichen Beschleunigung verändern können. Für diesen Zweck ist zunächst zu bedenken, dass wie die negative Stromesschwankung zeigt, der gleiche Reiz auf eine Stelle mit grösserer Spaltungsgeschwindigkeit einwirkend, in dieser eine geringere Beschleunigung hervorbringt. Hieraus ergiebt sich sofort, dass man den Effect der Beschleunigung und die Beschleunigung selbst streng auseinanderzuhalten hat, denn beide sind entgegengesetzte Functionen der Ruhegeschwindigkeit. Als Effect der Spaltungsbeschleunigung ist nun ohne Zweifel zunächst das Product derselben zu betrachten; von diesem Product haben wir angenommen, dass es, auf die Nachbarsubstanz wirkend, in dieser den Spaltungsprocess hervorbringt; beim Muskel werden wir ausserdem noch eine andere Bedeutung dieses Productes kennen lernen. Nehmen wir nun an, dass die wesentliche Function des Nerven und des Muskels von der in einem Augenblick auftretenden Menge des Spaltungsproductes abhängt, so wird es sofort verständlich, dass der Effect vergrössert wird durch den Umstand, dass schon in der Ruhe durch grössere Spaltungsgeschwindigkeit die Menge des Productes grösser ist, und umgekehrt; so dass also zur Hervorbringung des gleichen Effectes eine um so geringere Beschleunigung nöthig ist, je grösser die Spaltungsgeschwindigkeit in

der Ruhe ist. Bei dieser Sachlage sieht man ein, wie ein Reiz, obgleich er in der schneller sich spaltenden Substanz eine geringere Beschleunigung hervorbringt, doch in dieser einen grösseren Effect hervorrufen kann.

Kurz zusammengefasst ergiebt sich also für die Functionen des Nerven Folgendes: Derselbe enthält eine zur Spaltung geneigte Substanz, deren Spaltung durch plötzlich einwirkende verändernde Einflüsse (Nervenreize) plötzlich vorübergehend beschleunigt wird. Eine dauernde Beschleunigung wird bewirkt durch die Einwirkung des Catelectrotonus und durch den Einfluss eines Querschnitts; beide Einflüsse sind am stärksten in der Nähe ihres Ausgangspunctes. Eine dauernde Verlangsamung wird bewirkt durch den Anelectrotonus, ebenfalls am stärksten an der Anode. Plötzliche Beschleunigungen pflanzen sich mit grosser Geschwindigkeit durch die ganze Länge des Nerven fort; dies geschieht durch die Einwirkung der an einer Stelle gebildeten Spaltungsproducte auf die Nachbarschaft; diese Wirkung ist um so grösser, je mehr Spaltungsproducte die beschleunigte Stelle im Augenblick der Beschleunigung enthält, sie ist also grösser in den schon in der Ruhe schneller sich spaltenden Stellen, und kann verhindert werden, wenn die Geschwindigkeit in der Ruhe sehr verlangsamt ist (Leitungsunfähigkeit stark anelectrotonisirter Stellen); die directe beschleunigende Einwirkung eines gleichen Reizes (wirke er nun von aussen auf den Nerven, oder bestehe er — bei der Leitung — in der plötzlich vermehrten Menge von Spaltungsproducten im benachbarten Nerventheilchen) ist um so geringer, je grösser die Spaltungsgeschwindigkeit der zu beschleunigenden Stelle ist.

Es giebt nun noch eine grosse Anzahl von Erscheinungen am Nerven, welche im Vorhergehenden noch nicht erörtert sind, so z. B. die Verschiebung des Indifferenzpuncts mit der Stromstärke, die Tetanisirung der anelectrotonisirten Strecke nach dem Oeffnen (Ritter'scher Tetanus), die Nachwirkungen des Stromes auf die Erregbarkeit,

die tetanisirende Wirkung schwacher constanter Ströme u. s. f. Obwohl ich nicht zweifle, dass auch diese Erscheinungen sämmtlich auf Grund der hier aufgestellten einfachen Sätze künftig ihre Erklärung finden werden, wage ich doch nicht, schon jetzt eine solche aufzustellen, so nahe es auch liegen mag, Vermuthungen hierüber auszusprechen. Ich glaube man wird es gerechtfertigt finden, wenn ich mich nicht durch meine Theorie verleiten lasse sogleich Alles damit erklären zu wollen, und man wird sie nicht deshalb für unrichtig halten, weil sie eine Anzahl von Erscheinungen noch unerklärt lässt. Hauptsächlich ist meiner Meinung nach von der Aufklärung der dunklen Verhältnisse des Anelectrotonus die weitere Ausbildung der Theorie abhängig.

Schliesslich will ich noch anführen, dass der Catelectrotonus, als Spaltungsbeschleunigung, eine rasche Erschöpfung des Nerven herbeiführen muss, während im Gegentheil der Anelectrotonus conservirend wirkt. Dass dem wirklich so ist, davon habe ich mich durch besondere Versuche überzeugt.

---

2. Folgerungen betreffend das Wesen der Muskelthätigkeit.

Der Muskel hat ausser der der Nerventhätigkeit völlig analogen Function, die Beschleunigung der Spaltung durch seine Substanz fortzupflanzen, noch eine andre, nämlich sich zu verkürzen. Ich glaube nun, dass auch dieser Act nicht mehr in so hoffnungsloses Dunkel gehüllt ist, als bisher.

In meiner Schrift über den Stoffwechsel der Muskeln habe ich bereits ausgesprochen, dass die Contraction, grade wie das erste Stadium des Erstarrens verbunden sein müsse mit der Ausscheidung eines gallertigen Myosingerinnsels; ich musste mich damals darauf beschränken, darzuthun, dass 1. die sonst vollkommene Analogie des

chemischen Processes bei Contraction und Erstarrung zu dieser Annahme nöthigt, dass 2. eine directe Wahrnehmbarkeit dieser Ausscheidung nicht zu erwarten ist, was aus Kühne's Versuchen mit Muskelplasma und aus den Erscheinungen des Erstarrens hervorging, dass 3. kein einziger Umstand dieser Annahme widerspricht, dass namentlich eine Zunahme des Gerinnsels oder eine Vermehrung der N-Ausscheidung verhindert sei durch eine eigenthümliche Art synthetischer Restitution unter Betheiligung des Sauerstoffs, bei welcher das Myosin wieder zur Verwendung komme. — Ich bin jetzt im Stande, die Wahrscheinlichkeit meiner Annahme durch eine Anzahl von Deductionen noch bedeutend zu steigern.

1. Das Wesen der Muskelcontraction erfordert die Annahme einer festen Ausscheidung. In meiner oben genannten Schrift habe ich eine etwaige Verwerthung der Myosinausscheidung für das Wesen des Verkürzungsvorganges als vor der Hand unzulässig abgelehnt.*) Unausgesetztes Nachdenken über diesen Gegenstand hat mich aber jetzt zu einem neuen Schritt geführt. Stellen wir uns den Inhalt des Muskelrohrs und die Substanz der contractilen Protoplasmaklümpchen im Bindegewebe etc. als flüssig vor, wozu wir unzweifelhaft gezwungen sind, so giebt es keine andere nach unseren jetzigen Kenntnissen zulässige Art, eine local beschränkte Formveränderung zu erklären, als ein Festwerden der Substanz. In dem membranlosen Protoplasmaklumpen, welcher durch künstliche Reizung bekanntlich Kugelgestalt annimmt, könnten wir allenfalls das Auftreten der letzteren uns unter dem Bilde der Tropfenbildung vorstellen, indem wir annehmen, dass die Widerstände, welche bis dahin die Masse hinderten, die reguläre Gestalt anzunehmen, durch den Reiz vermindert werden, etwa durch Verflüssigung der vorher zäheren Masse. Diese physicalische Anschauung wird jedoch schon unmöglich bei der Contraction einer grösseren Masse, einer Muskelfaser, obgleich man auch diesen Vorgang noch unter dem Bilde einer Annäherung an die Kugelform betrachten kann**). Vollends unfähig ist aber diese Anschau-

*) S. daselbst S. 76.

**) Vgl. Kühne, Protoplasma und Contractilität S. 83.

ung, partielle Contractionen in der Protoplasmamasse zu erklären; solche existiren aber unzweifelhaft, und zwar scheinen grade sie die normalen zu sein, während die Einnahme der Kugelform nur im künstlichen Tetanus oder in völliger Ruhe einzutreten pflegt; das Hervorschiessen eines Fortsatzes ist schlechterdings nur zu erklären durch eine partielle Contraction in der Richtung einer Sehne (genauer Sehnenfläche), welche ein Kugelsegment herausdrängt; indem in diesem die Contraction, immer in der Sehnenrichtung, schnell weiter vorrückt, wird das Segment zum immer längeren und dünneren Fortsatz. — Zur Erklärung solcher partieller Verkürzungen sehe ich nun aber kein anderes Mittel, als die Annahme, dass sich an einer beschränkten Stelle plötzlich eine Ausscheidung eines festen Körpers bildet, und die festgewordene Flüssigkeit sofort vermöge elastischer Kräfte eine andere Gestalt annimmt, als sie vor dem Festwerden hatte. Ich sehe überhaupt keine andere Möglichkeit, wie chemische Veränderungen in einer Flüssigkeit eine bestimmte Formveränderung bewirken können.

2. Das Verhalten der latenten Reizung und der negativen Stromesschwankung im Muskel sprechen sehr zu Gunsten einer Ausscheidung in demselben. Vom Augenblicke der Reizung an vergeht bekanntlich erst ein Zeitraum (für quergestreifte Muskeln etwa $^1/_{100}$ Secunde, für glatte viel länger), ehe die Verkürzung beginnt. In diesem Zeitraum findet aber bereits die Beschleunigung des Spaltungsprocesses statt, denn der energischste Theil der negativen Stromesschwankung fällt nach Helmholtz etwa in die Mitte des Stadiums der latenten Reizung*), und wie Holmgren durch gesonderte Prüfung der einzelnen Phasen der Zuckung gefunden hat**), endigt die negative Schwankung vor der eigentlichen Verkürzung, während welcher meist eine positive Schwankung stattfindet (d. h. nach unsrer Anschauung eine Verminderung der Spaltungsgeschwindigkeit unter

*) Monatsberichte der Berliner Academie 1854. S. 329.

**) Ueber die electrische Stromesschwankung am thätigen Muskel. Centralbl. f. d. med. Wissenschaften 1864. S. 291. — Om den verkliga naturen af den „positiva strömfluctuationen" vid en enkel muskelryckning. Upsala läkareförenings förhandlingar II. 160—173. (1867.)

den Ruhewerth).*) Während der Verkürzung selbst ist also gar keine Beschleunigung, sondern im Gegentheil meist eine Verzögerung des Spaltungsprocesses vorhanden, die Verkürzung ist also erst die Folge einer bereits beendigten Spaltungsbeschleunigung. Was liegt nun näher als dass die Verkürzung geknüpft ist an das Vorhandensein eines Productes der beschleunigten Spaltung? Wenn man nun erwägt, dass zwischen Contraction und Erstarrung eine neue Analogie gefunden ist, nämlich das Auftreten einer Verkürzung nach Beendigung eines Spaltungsprocesses (bei der Contraction beides rapide, beim Erstarren beides allmählich), so wird es ungemein wahrscheinlich, dass in Wahrheit die Verkürzung bei beiden Processen ähnlicher Natur ist, nämlich Contraction eines Gerinnsels, des Myosins. Ich werde sogleich auf die anscheinenden Schwierigkeiten dieser Annahme näher eingehen; hier will ich nur darauf aufmerksam machen, dass dadurch die alte Anschauung, die Starre sei eine Art letzter Contraction des Muskels, wieder an Boden gewinnen würde und zwar auf der Basis derjenigen Entdeckungen, welche diese Lehre zuerst umzustossen schienen.

Wo wir eine längere Dauer des Latenzstadiums sehen, also bei glatten Muskeln, in der Kälte, nach der Einwirkung gewisser Gifte (Veratrin), da würde also anzunehmen sein, dass eine grössere Zeit der Spaltungsbeschleunigung nothwendig ist, um das erforderliche Coagulat zu liefern; die Einwirkung der Kälte, welche überhaupt die Spaltung verlangsamt, ist hier leicht verständlich; unverständlich ist die Wirkung der Gifte; bei den glatten Muskeln muss die sich spaltende Substanz beständiger sein, sich langsamer spalten, oder wenigstens in der Zeiteinheit weniger von dem betreffenden Product liefern, als bei den animalischen.

Bei den Nerven giebt es natürlich nichts was dem Latenzstadium der Muskeln entspricht; die Beschleunigung der Spaltung ist schon die wahre und einzige Thätigkeit des Nerven; das Product derselben

*) In seinem letzten Aufsatze sucht Holmgren die positive Schwankung während der Contraction des Gastrocnemius aus der Winkelveränderung der Faseransätze herzuleiten, wodurch der Neigungsstrom sich ändere.

hat hier weiter keine Aufgabe als das Nachbartheilchen in dieselbe Spaltungsbeschleunigung zu versetzen (S. 55).

3. Es ist nun ferner unverkennbar, dass diese Gerinnungscontraction nach jeder Verkürzung des Muskels ausserordentlich schnell wieder verschwindet, was man natürlich dem von mir behaupteten oxydativen Restitutionsprocesse unmöglich zuschreiben kann, da auch nach jeder Contraction im Vacuum der Muskel augenblicklich wieder zu seiner alten Form zurückkehrt, und da überhaupt der Restitutionsprocess seiner Natur nach offenbar eine viel längere Zeit in Anspruch nimmt. In der That deutet dies alles darauf hin, dass das Aufhören der Verkürzung keineswegs auf einer Verzehrung des ausgeschiedenen Myosins (durch oxydative Synthese), sondern nur auf veränderter physicalischer Beschaffenheit desselben beruht. Dies Alles klärt sich nun auf durch folgende einfache Erwägung.

Der ruhende ausgeschnittene Muskel scheidet nach unserer auf der Erwägung aller Thatsachen beruhenden Anschauung durch langsame Spaltung einer in ihm enthaltenen Substanz langsam Myosin in gallertiger Form aus, das erst nach längerer Zeit ziemlich plötzlich fest wird, wobei der Muskel sich contrahirt. Dieser Vorgang verläuft im Ganzen schneller wenn der Muskel während desselben Verkürzungen macht, von welchen also angenommen werden muss, dass ihnen eine starke Beschleunigung des musculären Spaltungsprocesses zu Grunde liegt. Das Resultat der Contractionen, wie es sich nach denselben zeigt, ist also eine Vermehrung des gallertigen Myosins in den Muskeln. Aber das rapide (bei der Contraction) ausgeschiedene Myosin würde sich von dem langsam (in der Ruhe) ausgeschiedenen dadurch unterscheiden, dass es unmittelbar nach der Ausscheidung als sich contrahirendes Gerinnsel auftritt, dann aber sogleich in den gewöhnlichen Zustand übergeht. Dies ist aber verständlich, wenn man die Rapidität der Spaltung ins Auge fasst; es entsteht durch dieselbe eine lösliche Substanz, aber so ausserordentlich plötzlich, dass sie gleichsam nicht Zeit hat, sich wie sie entsteht sofort in Lösung zu begeben, und dadurch vorübergehend eine Anhäufung entsteht, welche gleich darauf durch Lösung verschwindet; ich bemerke ausdrücklich, dass

ich diese Darstellung nur als eine erste Annäherung an den wahren Sachverhalt betrachte. Die Plötzlichkeit der Spaltung wäre also das die Muskelcontraction bedingende Moment, und hieraus, im Verein mit dem Seite 50 Gesagten, leuchtet auf einmal wie mir scheint der Sinn des allgemeinen, zuerst von du Bois-Reymond ausgesprochnen Erregungsgesetzes und des hier aufgestellten Erregbarkeitsgesetzes ein. Jeder plötzliche Eingriff auf die motorischen Theile, jede Stromesschwankung, jede plötzliche chemische, thermische, mechanische Veränderung wirkt erregend, die langsam fortdauernde Einwirkung derselben Umstände im Allgemeinen nicht; d. h. das allmähliche Entstehen von Spaltungsproducten hat keinen physiologischen Effect; zu diesem ist erforderlich eine plötzliche Anhäufung von Spaltungsproducten; erst hierdurch erlangen dieselben gewisse Wirkungen: im Muskel das Myosin die: nicht in die gewöhnliche gelöste Form überzugehen, sondern momentan, aus Mangel an Zeit, als eine feste Ausscheidung von bestimmter natürlicher Form aufzutreten, wodurch die Verkürzung entsteht; — im Muskel und Nerven gewisse andre noch nicht näher bestimmbare Spaltungsproducte die: vermöge ihrer plötzlich vorhandenen Menge das Nachbartheilchen in dieselbe rapide Spaltungsbeschleunigung zu versetzen. Ist nun die Spaltung in der Ruhe schon beschleunigt, so dass die bezeichneten Producte schon spontan mit grösserer Geschwindigkeit auftreten, so genügt zur Erreichung des geschilderten Zustandes natürlich das Hinzukommen einer geringeren Beschleunigung als im gewöhnlichen Zustande, d. h. die Erregbarkeit ist erhöht. Umgekehrt muss zur Erreichung des Effects eine grössere Beschleunigung hinzukommen, — mit andern Worten: die Erregbarkeit ist vermindert, — wenn in der Ruhe die Spaltungsgeschwindigkeit geringer ist. Dass nun wie schon wiederholt erörtert (Seite 41, 55) ein Reiz in einer in schnellerer Spaltung begriffenen Substanz geringere Beschleunigung auslöst, ist als eine zweckmässige Compensation anzusehen, denn sonst würde das in schnellerer Spaltung begriffene Organ Gefahr laufen, durch jeden Reiz in erschöpfende Thätigkeit versetzt zu werden, während verlangsamte Spaltung leicht zu vollständiger Unerregbarkeit führen würde.

Schliesslich erlaube ich mir, die hauptsächlichsten der gewonnenen Sätze, durch welche eine sehr grosse Zahl von Erscheinungen der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie eine äusserst einfache Erklärung findet, noch einmal kurz zusammenzufassen.

1. Der Muskel enthält eine Substanz, welche langsam spontan sich spaltet in (unter andern) Kohlensäure, eine fixe Säure und Myosin; letzteres tritt in gallertiger Lösung auf und wird erst unter Verkürzung fest, nachdem es zu einer grossen Concentration gelangt ist.

2. Der Nerv enthält ebenfalls eine unter Säurebildung sich spaltende Substanz, welche aber kein dem Myosin entsprechendes Zerfallproduct liefert.

3. Die Spaltung kann durch gewisse Umstände (Wärme, im Nerven Catelectrotonus) beschleunigt, durch andere (Kälte, im Nerven Anelectrotonus) verlangsamt werden. Je grösser die Spaltungsgeschwindigkeit bereits ist, um so geringer ist der Einfluss beschleunigender Einwirkungen auf die Geschwindigkeit.

4. Jedes in schnellerer Spaltung begriffene Muskel- oder Nerventheilchen wirkt beschleunigend auf den langsameren Spaltungsprocess im Nachbartheilchen, um so energischer, je grösser der Unterschied in beider Geschwindigkeit ist.

5. Wird die Spaltung im Muskel plötzlich sehr stark beschleunigt, so bildet das Myosin im ersten Moment ein sich contrahirendes Gerinnsel, und geht erst dann in den gewöhnlichen Zustand über.

6. Je grössere Myosinmengen der Muskel schon in der Ruhe in der Zeiteinheit bildet, um so geringere Beschleunigung ist nöthig, um den sub 5. bezeichneten Vorgang zu bewirken.

7. Diese plötzliche Spaltungsbeschleunigung im Muskel kann hervorgerufen werden durch plötzliche positive Veränderung der die Spaltung beschleunigenden Einflüsse im Muskel (siehe 3), oder auch durch plötzliche Beschleunigung des Spaltungsprocesses im Nerven (Entstehen des Catelectrotonus, Aufhören des Anelectrotonus), welche sich bei ungestörter Continuität durch den ad 4. genannten Process zum Muskel und durch dessen Länge hindurch fortpflanzt.

8. Jedes in schnellerer Spaltung begriffene Theilchen derselben

Substanz verhält sich negativ electrisch gegen ein in langsamerer Spaltung begriffenes. Diese Ströme bilden die Umkehrung der Wirkung des Stromes auf die Spaltungsgeschwindigkeit.

9. Bei Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes kann das ausgeschiedene Myosin nebst anderen, vom Blute gelieferten Substanzen (darunter Sauerstoff) zum Wiederaufbau der ursprünglichen Substanz verwendet werden, so lange es nicht die sub 1. erwähnte definitive Gerinnung erlitten hat (Starre); ist diese erfolgt, so kann dem Myosin die erforderliche Eigenschaft durch künstliche Lösung wiedergegeben werden.*)

*) S. meine Untersuchungen S. 77, 82 (Versuch von Preyer).

DRITTER ABSCHNITT.

Beziehungen der hier aufgestellten Anschauungen zu den bis jetzt herrschenden.

---

1. Die du Bois'sche Molecularlheorie.

Nachdem ich, soweit es mir augenblicklich zu übersehen möglich, gezeigt habe, welcher Anwendungen die von mir aufgestellte Theorie der electromotorischen Erscheinungen fähig ist, ist es mir Bedürfniss zunächst in kurzen Worten das Verhältniss derselben zu der von du Bois-Reymond aufgestellten Molecularlheorie klar zu legen.

Ich habe bereits wiederholentlich bemerkt, dass die du Bois'sche Theorie sämmtliche Erscheinungen, auch die jetzt neu hinzugekommenen, zu erklären vollkommen im Stande ist. Sie ist ein so vollkommener Ausdruck der Thatsachen, dass man schwerlich einen Versuch ersinnen könnte, der ihr direct widerspricht.*) Die Schwierig-

*) Es ist mir nicht gelungen, hinreichende Mengen Muskelplasma zu erhalten, um einen Versuch mit ungeformtem Muskelinhalt zu machen, der übrigens seine grossen Schwierigkeiten haben wird; zu Versuchen mit Muskelschnee ist nur die Winterkälte geeignet, bis zu welcher ich dieselben aufschieben muss.

Einstweilen dürften ähnliche Dienste, wie von Versuchen mit ungeformtem Muskelinhalt, geleistet werden können von nervösen Geweben, in welchen die Gewebselemente in den mannigfaltigsten Richtungen sich durchkreuzen, nämlich vom Gehirn. Wie du Bois-Reymond gefunden hat

keiten, welche wie oben angedeutet (S. 2, 12) die Theorie im Ganzen oder einzelne Anwendungen derselben haben könnten, sind durchaus nicht der Art, sie umzustossen. Characteristisch ist es, dass gerade diese Puncte von den bisherigen Angreifern der Theorie übersehen, dafür aber Einwände erhoben worden sind, deren siegreiche Widerlegung die Theorie nur neu bekräftigen konnte.

Ich hoffe nun, es werde Niemand die vorliegende Arbeit den leichtfertigen Angriffen an die Seite stellen, welche bisher, glücklicher Weise nur in den Augen der Fernerstehenden, die du Bois'sche Theorie zu erschüttern schienen.

Vielmehr verhält sich die vorliegende Anschauung zur Molecular-theorie, wie — ich kann es nicht besser ausdrücken — die chemische Theorie der galvanischen Ketten zur Contacttheorie. Während die letztere einfach die Thatsache registrirt, dass zwei Körper bei der Berührung electrisch erregt werden, sucht die erstere die Ursache, die Bedingungen dieses Vorgangs festzustellen. So auch hier. Wo electrische Flächen am Muskel und Nerven vorkommen, registrirt die du Bois'sche Theorie das Dasein von electrischen Molecülen, die meinige setzt an die Stelle derselben einen chemischen Process. Die Annahme von electrischen Molecülen nicht bloss an der electrischen Fläche, am Querschnitt, sondern im ganzen Inhalt des Muskels, ist nur eine einfache Consequenz, da eben jeder Querschnitt neue electrische Flächen blosslegt. Meine Anschauung bedarf einer solchen Annahme nicht, weil nach ihr die Anlegung des Querschnitts selbst die Ursache des genannten Vorganges ist.

Dieser einfache Sachverhalt wird von Neuem zeigen, dass meine Anschauung nicht eine Widerlegung, sondern eine weitere Verfolgung der Molecularkräfte bis zu ihren letzten Ursachen ist, ebenso wie

---

(Untersuchungen II. 1. S. 257), verhält sich jede Schnittfläche im Gehirn gleichgültig von welcher Richtung, negativ gegen die Oberfläche; die Deutung dieser Ströme durch präformirte Molecularanordnung ist ungleich schwieriger als die, dass jeder Schnitt die Spaltung an der blossgelegten Fläche und weiter hinein in die Substanz beschleunigt (die dem Schnitt nahen Puncte der Oberfläche sind ebenfalls schwach negativ gegen die entfernteren, s. a. a. O. S. 258 extr.).

Jemand, der die Electricitätserzeugung beim Contact von Zink und Wasser auf die Affinität des ersteren zum Sauerstoff zurückführt, damit den einfachen Ausdruck, dass dieser Contact Electricität erzeuge, nicht widerlegt hat. Das Zink und das Wasser sind die beiden (+ und —) Hälften des Molecüls am Querschnitt; die Ursache ihres Gegensatzes suche ich in der fermentartigen Erregung des Spaltungsprocesses.

Welcher von beiden Anschauungen man sich in Zukunft zuwenden wird, das wird sich möglicherweise ähnlich gestalten wie der Beitritt zu den beiden Theorien der galvanischen Kette. Sehr Vorsichtige, welche sich stets nur auf Feststellung von Thatsachen beschränken, werden vielleicht nach wie vor den du Bois'schen Ausdruck derselben vor der Hand festhalten; Andere aber, welche auch auf weniger sicherem Boden fortzuschreiten lieben, werden sich mit der durch Analogie begründeten Causalangabe welche hier versucht ist, begnügen, und sie adoptiren, in Rücksicht auf die unzweifelhafte Fruchtbarkeit, welche dieser Anschauung, wenn sie wirklich richtig ist, innewohnt.*) Ausserdem zeichnet sich die letztere durch eine grössere Einfachheit aus; denn sie basirt nur auf dem einzigen Satze, dass in schnellerer Spaltung begriffene Substanz sich negativ verhält gegen in langsamerer Spaltung begriffene**); während die Moleculartheorie eine Anzahl von einander unabhängiger Annahmen macht, z. B. dass die peripolare Anordnung durch gewisse Umstände an den Enden des Muskels, ferner durch gewisse Umstände im Nerven in dipolare übergeht, dass die electromotorische Kraft während der Thätigkeit abnimmt, oder die Molecülpole selbst sich umkehren.

Der physiologische Werth der electromotorischen Erscheinungen scheint mir durch die ihnen jetzt gewordene Deutung eher erhöht,

---

*) Ich brauche kaum anzudeuten, dass sie auch auf andere Erscheinungen, wie die Drüsenströme, die Phänomene der electrischen Fische, etc. übertragen zu werden fähig ist.

**) Selbst wenn man die Stützung dieses Satzes durch die Analogie mit den Gährungsströmen nicht gelten lassen wollte, würde er immer noch als Hypothese in so fern Berechtigung haben, als sich mit ihm alle Erscheinungen erklären lassen; eine andere Berechtigung haben ja auch die Molecularannahmen nicht.

als vermindert zu werden. Wenn auch die Ströme bei künstlichem Querschnitt im wesentlichen durch die Verletzung selbst hervorgerufen sind, so sind wir doch am unversehrten Muskel noch nicht berechtigt sie ganz auf Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit des Absterbens zurückzuführen, sondern die durch sie kundgegebenen Unterschiede in der Spaltungsgeschwindigkeit können zum Theil physiologischer Natur sein (vgl. S. 27). Vor allen Dingen aber sind die von du Bois-Reymond entdeckten Bewegungserscheinungen des Muskel- und Nervenstroms, wie hoffentlich aus dem Vorhergehenden einleuchten wird, in ihrer grossen physiologischen Bedeutung von Neuem befestigt. Und so wird jetzt erst recht der Multiplicator das feinste, unersetzliche Reagens sein, welches uns mit Blitzesschnelle von den subtilsten chemischen Vorgängen in den Organen Kenntniss giebt. In der That, wenn man das hier Gesagte adoptirt, so giebt es im ganzen Organismus keinen chemischen Vorgang, dessen zeitlichen Verlauf man auch nur annähernd so genau kennte, als den Spaltungsvorgang im Nerven, dessen zeitlichen Verlauf Bernstein*) soeben mit Hülfe der negativen Stromesschwankung ermittelt hat. Die alte Hoffnung, welche sich an die Entdeckung des Muskel- und Nervenstroms knüpfte, dass es gelingen werde auf diesem Wege Bewegungen der Molecüle zu studiren, ist also, wenn auch in etwas verändertem Sinne, vollkommen berechtigt.

Schliesslich möchte ich noch darauf hinweisen, dass der Entdecker fast aller Erscheinungen dieses Gebietes, du Bois-Reymond, auch an dieser neuesten Entwicklung, wenn sie verdienstlich sein sollte, den hervorragendsten Antheil haben würde. Denn zwei der wichtigsten Theile des musculären Spaltungsprocesses, die Kohlensäurebildung und die Milchsäurebildung, letztere für Thätigkeit und Erstarrung, sind seine Entdeckungen; auf der Säurung beruht aber wesentlich die ganze hier aufgestellte Theorie. Endlich sind die experimentellen Hülfsmittel, durch welche allein auf diesem Gebiete

*) Ueber den zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung des Nervenstroms. Berliner Monatsberichte 1867. S. 72.

etwas geleistet werden kann. fast durchgängig seine Schöpfungen; man kann sagen, dass für jeden, der jetzt Galvanometerversuche an thierischen Theilen macht, er den wesentlichsten Theil der Arbeit bereits vorweggenommen hat. Das Gefühl der Dankbarkeit aber, welches hiernach jeden Arbeiter auf diesem Gebiete erfüllen muss, habe ich meinem hochverehrten Lehrer gegenüber um so inniger auszusprechen, als die hier mitgetheilten Versuche in seinem eigenen Laboratorium angestellt sind. Für die oft bewährte Güte, mit welcher er mir auch in diesem Falle dazu die Erlaubniss gegeben, habe ich diesmal in ungewöhnlichem Maasse, wie man leicht fühlen wird, zu danken Ursache.

---

2. Die mechanischen und die chemische Theorie der Nerven- und Muskelaction.

Die grosse Geschwindigkeit der Bewegungserscheinungen im Nerven und Muskel*) hat ziemlich allgemein zu der Anschauung geführt, welche fast die ganze Litteratur dieses Gegenstandes durchzieht, dass dieselben der unmittelbare Ausdruck seien von mechanischen Bewegungen kleinster Körperchen, denen man verschiedene Eigenschaften zugeschrieben hat. Solche Eigenschaften waren: electrische Polarität (die du Bois'schen Molecüle), und gewisse gegenseitige Einwirkungen, vermöge deren Bewegungen des einen solche des anderen nach sich ziehen, wodurch Nervenleitung, Muskelverkürzung u. s. w. dereinst ihre Erklärung finden sollten.

Die permanenten Kräfte, mit welchen diese Körperchen ausgerüstet waren, mussten, wie man seit der Durchführung des Princips der Erhaltung der Kraft allgemein anerkannte, von beständigen che-

---

*) In wie weit dieser Grund stichhaltig ist, wird weiter unten zur Erörterung kommen.

mischen Vorgängen, die man meist als Oxydationen betrachtete, geliefert werden; demgemäss findet man die wirksamen Molecüle gewöhnlich als „Heerde chemischer Action" bezeichnet.

Man sieht, dass diese Hypothesen dem Vorgang gleichsam zwei Stadien beilegen; die Ausstattung präformirter Molecüle mit Kräften durch chemische Action, und Bewegungen dieser Molecüle im Augenblick der Erregung; im Allgemeinen ist man in Bezug auf den letztgenannten Vorgang selten so weit gegangen, ihm bestimmte Form zu geben; am vorsichtigsten und bezeichnendsten ist wohl die Fassung von Pflüger*), welcher den Vorgang als „Freiwerden von Spannkräften" bezeichnet, ohne sich weiter auf dessen Natur einzulassen; die Spannkräfte sind aber Producte permanenter chemischer Processe. Zur Erklärung gewisser Erscheinungen sah sich Pflüger ferner veranlasst, eine Hemmungseinrichtung („Molecularhemmung") für den Process des Freiwerdens von Spannkräften anzunehmen, welche durch gewisse Einflüsse verstärkt oder geschwächt werden könne.

Die Pflüger'sche „Auslösungshypothese" ist, wie wohl die Mehrzahl der Physiologen anerkennt, in ihrem Hauptgrundsatz richtig; nur der Zusatz der „Molecularhemmung" ist eine so abstracte schematische Beigabe, dass sich schwerlich Jemand eine plausible Vorstellung von der Art der Verwirklichung dieses Schema's wird machen können. Dies ist natürlich kein Einwand gegen die Zulässigkeit auch dieser Hypothese; von der Hypothese wird eben nichts weiter verlangt, als dass sie die Erscheinungen durch eine Fiction erkläre, deren Verwirklichung gleichgültig bleibt, wofern nicht ihre Unmöglichkeit zu beweisen ist.

Wir aber sind durch eine Reihe von Schlüssen, speciell durch die Anwendung unsrer Deutung der electromotorischen Erscheinungen auf die von du Bois-Reymond und Pflüger entdeckten electrotonischen Zustände, dahin geführt worden, auch auf dem Gebiete der eigentlichen Nerven- und Muskelfunctionen die Fiction der blossen

---

*) Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. Berlin 1859. IV. Theorie der inneren Mechanik der Nerven. S. 465 ff.

Hypothese zu verlassen, und nach dem wirklichen Sachverhalt zu fragen. Und da stellt sich sofort heraus, dass die Pflüger'sche Auslösungstheorie den von uns aufgestellten Vorgang ganz richtig bezeichnet, dass aber die Annahme einer Molecularhemmung und der Molecüle überhaupt nur dann aufrecht zu erhalten ist, sobald man sich nichts anderes darunter denkt als die Molecularhemmung und die Molecüle, die man in einem Stück Zucker annehmen muss.

Denn was ist unser Spaltungsprocess Anderes, als ein Freiwerden von Spannkräften, und was ist die Spaltungsbeschleunigung Anderes, als eine Auslösung derselben? Die Spannkräfte sind eben dadurch gegeben, dass eine Substanz von labiler Atomlagerung vorliegt, deren Umlagerung in die stabileren Atomcomplexe (bei welchen stärkere Affinitäten gesättigt sind) durch ein Hinderniss ähnlicher Art verhindert ist, wie die Umlagerung des Zuckermolecüls zu Alkohol und Kohlensäure; Veranlassung dieser Umlagerung, d. h. Wegräumung des Hindernisses, muss als Auslösung von Spannkräften bezeichnet werden. Darf man nun das eben bezeichnete Hinderniss, durch welches allein der Bestand unzähliger chemischer Verbindungen und Mischungen, wie des Zuckers, des Chlorstickstoffs, der Schiessbaumwolle, des Schiesspulvers, erklärt werden kann, mit der Pflüger'schen Molecularhemmung identificiren, so ist in der That die Pflüger'sche Hypothese ein sehr vollkommener Ausdruck der wirklichen Verhältnisse, aber ich weiss nicht, ob sich ihr Urheber mit dieser Verallgemeinerung einverstanden erklären dürfte. Unsre Herleitung aber bringt es mit sich, — und das ist ein wesentlicher Unterschied von der Pflüger'schen Anschauung, — dass die „Verschiebung der Molecularhemmung aus der Normallage" nicht bloss Folgen hat für den Augenblick der Reizung, sondern an sich den Nerven verändert, indem seine Spaltungsgeschwindigkeit vergrössert oder verkleinert wird, was auf den Erfolg der Reizung den im vorigen Abschnitt erörterten Einfluss hat.

Alle mechanischen Zwischenvorstellungen zwischen chemischem Process und physicalisch nachweisbarer Action sind nun aber nach der hier angegebenen Darstellung unnöthig. Nichts veranlasst uns

in der Substanz Molecüle in anderem Sinne anzunehmen als die Chemie in allen Substanzen voraussetzt; wir brauchen — mit einem Worte — nicht physicalische, sondern nur die chemischen Molecüle, die durch Formeln veranschaulicht werden, anzunehmen; die Substanz ist in physicalischem Sinne continuirlich, und dies ist das Moment, welches unsre Anschauung von allen bisherigen, die Pflüger'sche wie es scheint nicht ausgenommen, unterscheidet.

Was den chemischen Process selbst betrifft, so bin ich, zunächst für den Muskel, in meiner mehrfach erwähnten Schrift, zu dem Schlusse gelangt, dass eine Substanz beständig durch einen synthetischen Process, bei welchem der Sauerstoff eine Hauptrolle spielt, entsteht, und dass unabhängig von dieser Synthese, eine Spaltung derselben geschehe, langsam in der Ruhe, sehr schnell während der Thätigkeit. Auch diese Anschauung unterscheidet sich wesentlich von der bisher allgemein herrschenden, nach welcher die Thätigkeit auf vermehrter Oxydation beruht. Ohne die speciellen zwingenden Gründe, welche mich zu meiner Anschauung geführt haben, zu wiederholen, will ich hier nur einen Gesichtspunct andeuten, von welchem aus diese Vorstellungsart als besonders wahrscheinlich erscheinen muss. Es handelt sich bei den zu erklärenden Thätigkeiten um plötzliche chemische Processe; wir haben aber kein einziges thatsächliches Beispiel für plötzliche Oxydation, dagegen sehr viele für plötzliche Atomumlagerung (explosive Substanzen); der letztere Process ist offenbar seiner Natur nach für plötzliche Vollziehung viel geeigneter, — da die Atome bereits unmittelbar vereinigt sind und nur in eine neue Gleichgewichtslage überzugehen haben, — als die Vereinigung mit freiem oder sonst wie von aussen dargebotenem Sauerstoff. Es ist also auch aus diesem Grunde sehr wahrscheinlich, dass der Sauerstoff nur verwendet wird, um gleichsam den explosiven Stoff zu bilden*), und so die Spannkraft für die Explosionen gleichsam vorzubereiten. Deshalb ist es durch-

*) Dies beruht vermuthlich auf der im modern chemischen Sinne „condensatorischen" Eigenschaft des Sauerstoffs, auf welche näher einzugehen hier nicht der Ort ist.

aus kein gewagter Schritt, diesen Spaltungs- und synthetischen Process auch auf die Nervensubstanz zu übertragen (Seite 37), obgleich hier unsre chemischen Kenntnisse noch nicht so weit sind uns zu Schlüssen von ähnlicher Strenge zu bewegen wie beim Muskel. Ja, ich will schon hier andeuten, dass meiner Vorstellung nach Aehnliches in allen mit Nervensubstanz in continuirlichem Zusammenhange stehenden Apparaten stattfindet, speciell in den Drüsenzellen; es spricht Vieles dafür, dass dieselben eine, in den einzelnen verschiedene, unter dem Einfluss des Sauerstoffs synthetisch sich bildende Substanz enthalten, welche continuirlich gebildet wird, deren Spaltung aber erst auf Reizung des Nerven eintritt und die wesentlichen Secretbestandtheile liefert.

Hiermit dürfte sich zugleich das Bedenken derjenigen erledigen, welche sich nur schwer entschliessen können, Vorgänge von so grosser Promptheit und Energie, wie die Nervenleitung und die Muskelverkürzung, unmittelbar mit chemischen Processen zu identificiren, mit denen man für gewöhnlich den Begriff des Langsamen, Allmählichen verbindet. In der That hat es nichts Wunderbares mehr, dass ein schrittweise vorschreitender Gährungsprocess in $^1/_{400}$ Secunde die Länge eines Frosch-Ischiadicus durchläuft, oder dass die Spaltung im Muskel mehrere hundert Mal zwischen zwei Geschwindigkeiten abwechseln kann (wie die Höhe des Muskelgeräusches bei künstlichem Tetanus beweist), — wenn man nur unter den chemischen Processen die wirklich analogen, namentlich die explosiven, zur Vergleichung wählt. Dass aber die spaltungsfähige Substanz gewisse für die Aufgabe der Organe höchst zweckmässige Eigenthümlichkeiten hat, wie die dass ihre Spaltungsgeschwindigkeit mannigfach wechseln kann, wird Niemand befremden. —

Endlich komme ich zu den bis jetzt herrschenden und zu der von mir angestellten Anschauung über die Muskelcontraction. Bekanntlich ist bisher keine bis auf die letzten Ursachen gehende Theorie dieses Vorganges aufgestellt worden, welche nicht von allen nüchternen Forschern einstimmig verurtheilt worden wäre.*) Die von

*) Ein gleiches Schicksal wage ich der mir soeben bekannt gewordenen neuen Rouget'schen Theorie der Muskelcontraction vorauszusagen.

mir ausgesprochenen Folgerungen bitte ich nochmals, wie schon oben (S. 62), nur als eine erste Annäherung an den wahren Sachverhalt zu betrachten.

In Betreff der Muskelthätigkeit ist die Mehrzahl der Physiologen über zwei Puncte einig: 1. Die Muskelarbeit ist das Resultat eines mit Oxydation verbundenen Stoffverbrauchs. 2. Die Muskelverkürzung ist das Uebergehen des Muskels in eine neue, vermöge der Erregung ihm zukommende natürliche Form (Weber'sche Theorie).

Der erste Satz ist, soweit er den Stoffverbrauch constatirt, eine Folgerung aus den allgemeinen Principien, welche die Naturwissenschaft J. R. Mayer und Helmholtz verdankt; dass eine Oxydation vorliegt, hat zuerst M. Traube nach den Versuchen von Regnault und Reiset klar ausgesprochen. Bekanntlich herrscht noch heute ein Streit über die der Oxydation unterliegenden Substanzen, und ich glaube die Ursachen der abweichenden Resultate aufgefunden*) und den näheren Sachverhalt dahin richtig ausgedrückt zu haben, dass die Oxydation nicht bei der Thätigkeit, sondern continuirlich geschehe, die Thätigkeit aber auf einem Spaltungsprocess beruhe**).

Ueber den näheren Zusammenhang zwischen Kraftentwicklung und chemischem Process haben sich nur wenige Autoren geäussert; die Meisten haben sich mit dem abstracten Lehrsatze begnügt, dass ein oxydativer chemischer Process mit Freiwerden von Kräften verbunden sein müsse, und dass diese Kräfte zu verschiedenen Bewegungsformen führen können (Wärme, Electricität, mechanische Arbeit); die näheren Bedingungen, welche letzteres entscheiden, sind im Allgemeinen unbekannt. Hieran knüpften sich Fragen über ein etwaiges Auftreten der Kräfte in Form von Wärme oder Electricität und theilweise Umwandlung der letzteren in mechanische Arbeit, die resultatlos blieben. Fragen wie die ob der Muskel Vorrichtungen besitze, welche wie die Dampfmaschine Wärme in mechanische Arbeit überführen können***), mussten natürlich unbeantwortet bleiben.

*) Vgl. meine „Untersuchungen etc." S. 84, 101.

**) Ebendaselbst S. 92.

***) Vgl. Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864. S. 181.

Das oben (S. 61 f.) Gesagte zeigt nun auf die einfachste Weise, wie der chemische Process direct zum Auftreten mechanischer Arbeit führen kann, und es scheint somit auf einem Gebiet, welches bisher nur mit Abstractionen erfüllt war, ein Schritt zum tieferen Eindringen möglich zu sein. In der That, wir kennen bereits chemische Processe genug, welche unmittelbar zu mechanischer Arbeit führen, nämlich die Gährung des Zuckers in verschlossenen Flaschen, wenn sie den Kork austreibt, die Explosion der Schiessbaumwolle, des Chlorstickstoffs, des Schiesspulvers, u. s. f. Allen diesen Vorgängen ist gemeinschaftlich: das Entstehen eines oder mehrerer Producte durch den chemischen Process, welche eine andere natürliche Form haben, als der ursprüngliche Körper, und diese mit elastischen Kräften einzunehmen suchen. In den genannten Beispielen sind diese Producte stets Gase, bei der Gährung $\mathfrak{C}\mathfrak{O}_2$, beim Chlorstickstoff Cl_2 und N_2 ($2\,NCl_3 = N_2 + 3\,Cl_2$), bei den andern Beispielen N_2 und $\mathfrak{C}\mathfrak{O}_2$; hier ist die neue natürliche Form gegeben durch das grosse Volum, das diese Gase einnehmen. Beim Muskel haben wir nun nach dem Seite 61 Gesagten ebenfalls ein Product von anderer natürlicher Form, nämlich das abgespaltene Myosin, welches, plötzlich auftretend, nicht sich zu lösen Zeit hat, sondern vorübergehend ein sich contrahirendes Gerinnsel bildet, was es bei langsamer Ausscheidung erst dann thut, wenn die Concentration enorm gestiegen ist.

Man sieht ferner, dass der oben gesperrt gedruckte Satz wörtlich nichts anderes ist als die Weber'sche Theorie, deren Richtigkeit auch in den weitgehendsten Folgerungen*) sich durch zahlreiche eingehende Arbeiten glänzend bewährt hat. Ich glaube daher kaum, dass eine befriedigendere Uebereinstimmung theoretischer Vorstellungen mit den Thatsachen auf einem andern Wege zu erreichen ist.

---

*) Vgl. L. Hermann, Ueber das Verhältniss der Muskelleistungen zu der Stärke der Reize. Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1861. S. 383 ff. — A. Fick, Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867.

Nur auf einen Punct möchte ich noch aufmerksam machen. Nach dem Gesagten ist die Verkürzung nur momentan, weil sie von der urplötzlichen Spaltungsbeschleunigung herrührt, und nach derselben das Myosin sofort in den gewöhnlichen gelösten Zustand übergeht. Soll die Verkürzung andauern, so muss entweder die enorme Spaltungsgeschwindigkeit beibehalten werden, was den Muskel sehr schnell tödtet (Wärmetetanus), oder es müssen stets neue Spaltungsbeschleunigungen eintreten, wodurch stets neue Ausscheidungen so rasch aufeinander folgen, dass der Muskel nicht Zeit hat sich wieder zu verlängern; dies ist der Tetanus.*) Der Tetanus wird den Muskel um so mehr erschöpfen, je häufiger die Einzelzuckungen überflüssiger Weise auf einander folgen; der natürliche Tetanus hat zweckmässigerweise eine sehr geringe Frequenz.

Wenn die hier gegebene Darstellung richtig ist, so leuchtet die ausserordentliche Zweckmässigkeit der Einrichtungen im Muskel von Neuem ein. Eine Substanz soll in zwei Formen existiren können, in ausgeschiedener mit bestimmter Gestalt und Elasticität, und in gelöster. Dieser Körper ist ein Eiweissstoff (Myosin). Um die erste Form zu erreichen muss er sehr plötzlich auftreten; er ist daher in einer sich leicht spaltenden Verbindung enthalten. Hat er seine Function erfüllt, so ist er doch noch von Neuem verwendbar; er kann mit Sauerstoff und andern Ingredientien wieder in die alte Verbindung gebracht werden, u. s. f. Beim Nerven wahrscheinlich ein ähn-

*) Man könnte auch annehmen, dass die stets neuen Spaltungsbeschleunigungen die Menge des ausgeschiedenen Myosins stets vermehren, und ihm keine Zeit lassen sich vollständig zu lösen. Aber hiergegen spricht: 1. der Muskelton, der darauf deutet, dass wirklich abwechselnd Ausscheidung und Auflösung auf einander folgen; 2. der Umstand, dass bei schwachen, auch noch so frequenten Reizen kein maximaler Tetanus stattfindet. — Ich erwähne hier beiläufig, dass die von Helmholtz beobachteteten Erscheinungen der Superposition von Zuckungen sich auf das Schönste mit der hier gegebenen Darstellung vereinigen, wenn man nur festhält, dass erstens im Augenblick der Spaltungsbeschleunigung selbst, wenn sie sehr stark ist, Reize unwirksam sein müssen (vgl. S. 31), dass ferner die Verkürzung stärker werden muss, wenn während der Contraction des Gerinnsels neues Gerinnsel hinzukommt.

licher Process, aber ohne den verkürzungsfähigen Eiweisskörper. Störungen des angedeuteten Myosinkreislaufs müssen zu hochgradigen Allgemeinerkrankungen führen; so z. B. wenn der Sauerstoff aus irgend welchen Gründen, statt das Myosin zur Synthese zu verwenden, dasselbe zu Kreatin und Harnstoff verbrennt, wodurch unter vermehrter Stickstoffausscheidung die Muskeln progressiv geschwächt werden müssen (Zustand beim Fieber?).

Ich kann diese Betrachtung der Muskelthätigkeit nicht schliessen, ohne ausdrücklich anzuerkennen, wie grosse Räthsel auf diesem Gebiet noch vorliegen, so die Frage nach der Wärmeproduction im Muskel, nach dem Nutzen der Fleischprismen (sarcous elements) in den rasch sich contrahirenden Muskeln, u. s. w.

Zum Schluss erlaube ich mir noch einen Vorwurf, den ich vorhersehe, kurz zu erledigen, den nämlich, dass die Substanzen, von denen ich überall spreche und denen ich die bis zum Ueberdruss erwähnte Spaltungsfähigkeit zuschreibe, in Wahrheit noch von Niemand dargestellt sind. Hierauf ist Folgendes zu erwiedern: Erstens sind diese Substanzen durchaus nicht einfach hypothetisch angenommen sondern das Dasein derselben ist, zunächst für den Muskel, aus einer Anzahl von Thatsachen, ihre Zersetzung betreffend, schrittweise erschlossen. Zweitens ist für ihre wirkliche Reindarstellung aus auf der Hand liegenden Gründen so wenig Aussicht, dass es thöricht wäre, sonst wohlbegründete Schlüsse bis zu diesem fernen Termin zu verschieben; diese Substanzen werden nämlich, wie ich für die des Muskels ausführlicher erörtert habe*), durch alle Eingriffe, die man etwa zur chemischen Isolation anwenden könnte, sofort auf das Schnellste gespalten, so dass man nur auf die Auffindung ihrer Spaltungsproducte, nicht auf ihre eigene Darstellung rechnen kann.

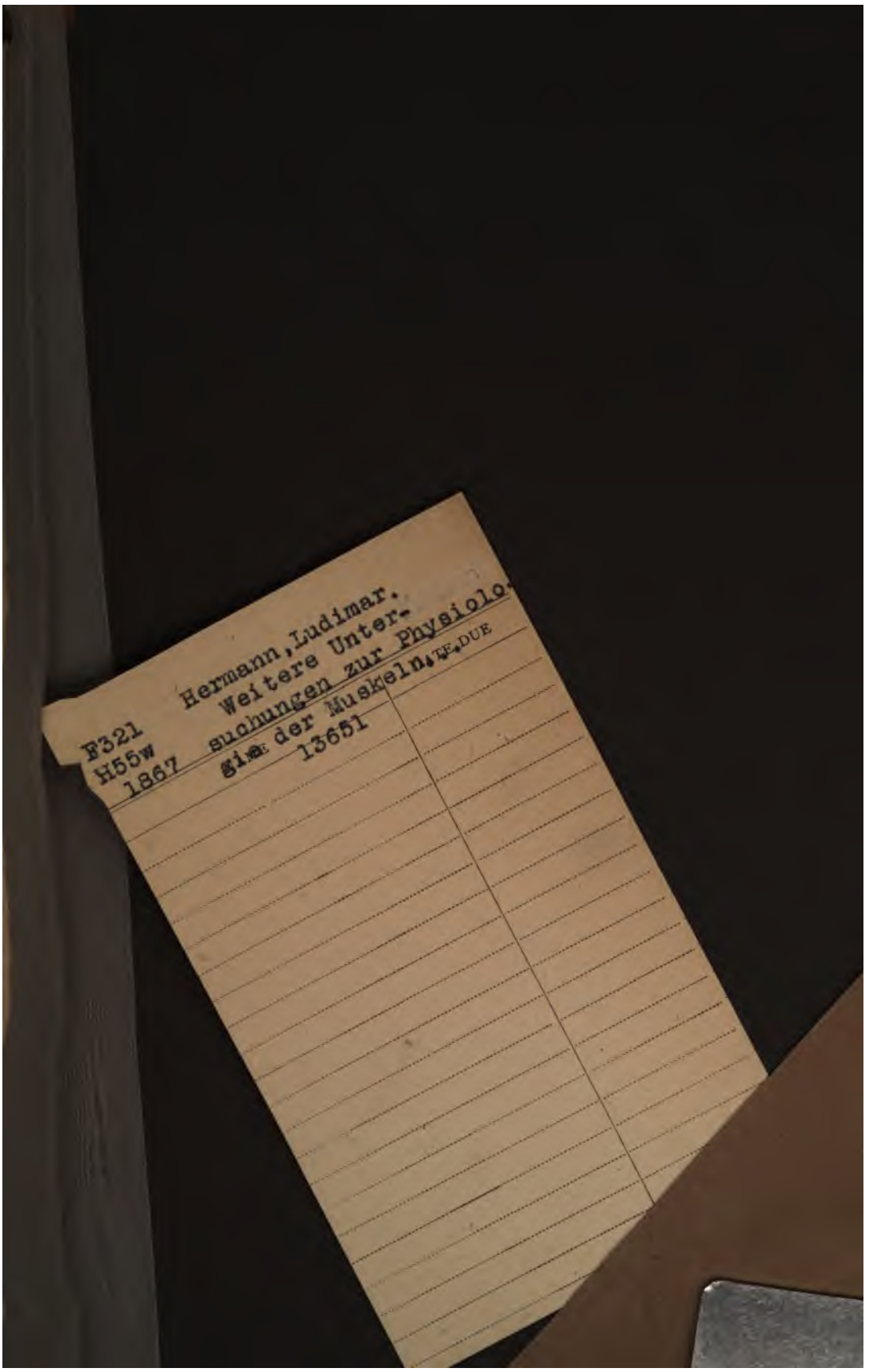
---

*). Vgl. meine „Untersuchungen etc." S. 83.

Umgekehrt stehe ich nicht an zu behaupten, dass die Entdeckung einer Methode diese Substanzen aus dem Innern des Muskel- oder Nervenrohrs, in dem sie wohlgeschützt sich erhalten, unverändert und chemisch isolirt in unsre Glasgefässe zu entleeren, eine der folgenreichsten für die physiologische Wissenschaft sein würde, mit der eine neue Classe von physiologisch-chemischen Vorgängen, die man im Vergleich zu den bisher bekannten als die „schnellen" bezeichnen kann, sich unserm Studium erschliessen würde.

LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.


F321
H55w
1867
Hermann, Ludimar.
Weitere Unter-
suchungen zur Physiolo-
gie der Muskeln.
13651
DUE